VISIT…

LANZAROTE
Caliente.COM

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

СИСТЕМАТИКА И ЭКОЛОГИЯ СПОРОВИКОВ И КНИДОСПОРИДИЙ

ЛЕНИНГРАД

1979

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА

Том 87

СИСТЕМАТИКА И ЭКОЛОГИЯ СПОРОВИКОВ И КНИДОСПОРИДИЙ

СБОРНИК ПОД РЕДАКЦИЕЙ М. В. КРЫЛОВА

ЛЕНИНГРАД
1979

ACADEMY OF SCIENCES OF THE USSR
PROCEEDINGS OF ZOOLOGICAL INSTITUTE
Vol. 87

THE SYSTEMATICS AND ECOLOGY OF THE SPOROZOA AND CNIDOSPORIDIA

Главный редактор
директор Зоологического института АН СССР
О. А. Скарлато

Редакционная коллегия:
А. Н. Световидов (редактор серии), *Я. И. Старобогатов* (зам. редактора), *И. С. Даревский*, *В. А. Заславский*, *И. М. Кержнер*, *Л. А. Тряпицин*, *К. А. Юдин*

АННОТАЦИЯ

В сборнике содержатся сведения о систематике и экологии наиболее важных в практическом отношении групп споровиков и книдоспоридий. Разбирается систематическое положение пироплазмид и ряд теоретическх вопросов, связанных с паразито-хозяинными взаимоотношениями кокцидий, выявляются закономерности распространения многостворчатых миксоспоридий в бассейне Атлантического океана, дается зоогеографический анализ миксоспоридий пресных вод южных водоемов СССР. С экологических позиций решаются вопросы эволюции класса миксоспоридий.

С $\frac{2005000000-002}{055(02)3-79}$ Без объявления © Зоологический институт АН СССР, 1979

ПОЛОЖЕНИЕ ПИРОПЛАЗМИД В СИСТЕМЕ

М. В. Крылов

Более 100 лет прошло с того времени, как Ланкестр (Lankester, 1871) описал первого представителя пироплазмид — *Dactylosoma ranarum*. За этот период проведено большое количество исследований, направленных на расшифровку природы пироплазмид. К настоящему времени накопилось много данных о жизненных циклах пироплазмид, их структурной организации, специфичности и распространении. Часть этих материалов представляет лишь исторический интерес, другая часть приблизила нас к правильному пониманию положения пироплазмид в системе, но еще остается ряд неясных аспектов этой проблемы, по которым продолжается дискуссия.

Формирование представлений о природе пироплазмид носит резко противоречивый характер. Трудно найти группу простейших, к которой в разное время различные исследователи не относили бы пироплазмид.

Ланкестр (Lankester, 1871) отнес *Dactylosoma ranarum* к инфузориям, в 1882 году он изменил свою точку зрения и поместил *D. ranarum* в класс Sporozoa. Удивительно, что Ланкестр (1882), располагая очень скудными данными по морфологии и биологии *D. ranarum*, по-видимому, первый наиболее правильно определил положение пироплазмид в системе. Позже Франса (França, 1910) также поместил пироплазмид в класс Sporozoa. Дю Туа (Du Toite, 1918), исходя из наблюдений Киносита (Kinoshita, 1907), Брейнл и Хиндла (Brenl, Hindle, 1908), описавших жгутковые стадии у *Babseia canis*, отнес пироплазмид к Mastigophora. Веньон (Wenyon, 1926) и В. Л. Якимов (1931) сближают пироплазмид с малярийными паразитами и включают их в отряд Coccidiida в классе Sporozoa. Регенданц и Рейхенов (Regendanz, Reichenow, 1933) склонны считать пироплазмид организмами, близкими Rhizopoda, такого же мнения придерживаются Е. А. Муратов, Е. М. Хейсин (1959) и Е. М. Хейсин (1963). В некоторых трактатах по протозоологии пироплазмид помещают в класс Sporozoa, но считают их организмами неясной природы или сомнительными споровиками (Poisson, 1953; Антипин и др., 1959). Лапаж (Lapage, 1956) выделяет пироплазмид в самостоятельное семейство в отряде Haemosporidia. Пекарский (Pieckarski, 1954) помещает пироплазмид в отдельный класс Haemamoeba в подтипе Plasmodroma. Биокка (Biocca, 1956) включил пироплазмид в новый, основанный им класс Toxoplasmatea. В классе Toxoplasmatea Биокка (1956), наряду с отрядом пироплазмида, выделяет отдельный отряд Toxoplasmatida. Характерной чертой, объединяющей эти организмы в один класс, по его мнению, является паразитизм и отсутствие специальных локомоторных органелл. В монографии «Общая протозоология» В. А. Догель и др. (1962) пироплазмиды помещены Ю. И. Полянским и Е. М. Хейсиным в подкласс Rhizopoda в качестве самостоятельного отряда Piroplasmida. Основываясь на сведениях по ультратонкой организации споровиков, Ливайн (Levine, 1970, 1971, 1973) создал подтип Apicomplexa с двумя классами: Sporozoa Leuckart, 1879 и Piroplasmasida Levine, 1961. В протозоологии, написанной Греллем (Grell, 1973), пироплазмиды в системе совершенно отсутствуют.

С какой же из существующих в настоящее время групп простейших пироплазмиды имеют сходство?

Можно ли объединять пироплазмид с жгутиковыми? Киносита (1907), изучая развитие *Babesia canis* в крови позвоночного хозяина, обнаружил у этих организмов блефаропласт. Брейнл и Хиндл (1908) описали у стадий *B. canis*, развивающихся в позвоночном хозяине, длинные тонкие жгутики. Деннис (Dennis, 1932) обнаружил у стадий *B. canis* из клеща-переносчика блефаропласт и ризопласт, на основе чего склонен был считать пироплазмид промежуточными формами между гемоспоридиями и жгутиковыми, паразитирующими в крови позвоночных животных. Жгутиковые стадии у *B. bovis* описывал В. Г Петров (1938). а у *B. caballi* А. А. Цапрун (1957). В работах Мелхорна с соавторами (Mehlhorn et al., 1975), Мелхорна, Шайна (Mehlhorn, Schein, 1976), выполненных с применением электронной микроскопии, у тейлерий в клещах-переносчиках описываются стадии, имеющие жгутикоподобные образования. Эти стадии трактуются авторами как микрогаметы. Однако структурная организация жгутикоподобных органелл у этих организмов отличается от таковой у эукариот. Е. М. Хейсин (1963) специально занимался отысканием кинетидного аппарата у разных стадий развития *Babesia canis*, *B. bigemina* и *B. bovis*, однако никаких следов не только жгутика, но и других элементов кинетиды ему обнаружить не удалось. При изучении стадий *B. bigemina*, *B. bovis* и *Nicollia tadzhikistanica*, развивающихся в позвоночном хозяине и в клещах-переносчиках, нам также ни разу не удалось наблюдать образования, которые можно было бы определить как элементы кинетиды (Крылов, 1964а, 1964б, 1964в, 1965). Электронно-микроскопические исследования *Babesia canis* (Bayer, Dennis, 1961), *Nicollia rodhaini* (Rudzinska, Trager, 1962), *Babesia caballi* (Simpson et al., 1963), *Theileria parva* (Bütner, 1967a, 1967b), *Babesia ovis* (Friedhoff, Scholtyseck, 1968a, 1968b), *B. bigemina* (Friedhoff, Scholtyseck, 1969), *Nicollia tadzhikistanica* (Крылов и др., 1973), *Babesia bovis* (Potgieter et al., 1976) не выявили следов кинетиды у этих паразитов.

Исследования, проведенные на электронном и световом уровнях, показывают полное отсутствие кинетиды у различных стадий пироплазмид как в позвоночном, так и в беспозвоночном хозяевах. Между тем, характерным признаком, по которому организмы объединяются в класс Mastigophora, является обязательное наличие у них жгутиков. Таким образом, характерного для жгутиковых признака у пироплазмид нет, и это делает невозможным включение их в класс Mastigophora.

Рассмотрим, какие имеются основания для сближения пироплазмид с Rhizopoda. Rhizopoda обладают способностью образовывать временные цитоплазматические выросты — псевдоподии, при помощи которых они передвигаются и захватывают пищу. Движение некоторых стадий пироплазмид очень напоминает таковое у корненожек. Амебоидное движение различных стадий пироплазмид в клеще-переносчике отмечал Е. М. Хейсин (1963). О наличии амебоидного движения у *Nicollia tadzhikistanica* говорит изобилие различных амебоидных форм, которые удается наблюдать в теле клеща *Hyalomma anatolicum* (Крылов, 1965). В организме позвоночного хозяина пироплазмиды также перемещаются, видимо, главным образом при помощи псевдоподий. Особенно четко это видно на микрофотографии, сделанной в электронном микроскопе (Simpson et al., 1963), при внедрении пироплазмид в эритроциты. Многочисленные наблюдения над внеэритроцитарными стадиями *Nicollia tadzhikistanica* и *Babesia bigemina* также подтверждают наличие у пироплазмид способа движения, очень похожего на движение ризопод (Крылов, 1964в). Внешнее сходство в световом микроскопе внеэритроцитарных стадий *Nicollia* и *Babesia* с амебами очень велико, внеэритроцитарные и некоторые эритроцитарные стадии, по-видимому, трофо-

зоиты этих паразитов, не имеют постоянной формы тела. Характер передвижения, образование многоядерных плазмодиев как в беспозвоночном, так и в позвоночном хозяевах сближают, по мнению Е. М. Хейсина (1963), пироплазмид с Rhizopoda. Е. М. Хейсин (1963) полагал, что пироплазмиды произошли от кишечных амеб, но в процессе филогенеза претерпели ряд существенных изменений в строении и биологии, утратив большую часть сходных черт с существующими ныне свободноживущими и паразитическими корненожками и сохранили сходство с ними лишь в формах движения и размножения. Пироплазмиды, по его мнению, видимо, перешли к кровепаразитизму так же, как и группа кровяных споровиков, но, в отличие от гемоспоридий и гемогрегарин, у которых осталось много общих черт с кишечными кокцидиями, утратили большую часть анестральных признаков.

Эта точка зрения в настоящее время встречает ряд возражений. Прежде всего, пироплазмиды отличаются от амеб наличием четко выраженной способности инвазировать позвоночного и беспозвоночного хозяина только определенными стадиями, которые для своего созревания требуют определенных условий и времен (Крылов, 1964а). Ни одна из существующих паразитических амеб этими особенностями не обладает. У паразитических амеб все стадии жизненного цикла — и цисты и вегетативные особи — могут инвазировать своих хозяев. Если допустить, что пироплазмиды произошли от давно вымерших амеб, то становится очень трудно объяснить, почему в процессе эволюции они утратили выгодные для сохранения вида свойства — способность инвазировать хозяина любыми стадиями развития, сближающие их с современными амебами, сохранив или выработав в отличие от современных паразитических амеб признаки, затрудняющие, в известной мере, инвазию позвоночного хозяина — необходимость длительного созревания в клеще ряда морфологически и физиологически различных стадий. Необходимость созревания инвазионных для позвоночного хозяина стадий — признак, свойственный споровикам. Хорошо известно, что у многих кокцидий экзогенные стадии, прежде чем стать инвазионными для хозяина, созревают в течение различных сроков во внешней среде. Амебоидный способ передвижения не может быть критерием, на основании которого пироплазмид следует сближать с Rhizopoda, так как, например, *Plasmodium vivax* обладает большой амебоидной подвижностью, но принадлежность его к споровикам ни у кого не вызывает сомнения. Амебоидное движение свойственно не только Rhizopoda, но также Sporozoa, Mastigophora и Myxosporidia.

Отсутствие убедительных доказательств существования полового процесса у пироплазмид, по-видимому, также нельзя использовать для рассуждений об их принадлежности к Rhizopoda. В подклассе Rhizopoda имеются организмы, размножающиеся и бесполым путем, и с участием полового процесса, например, Foraminifera. Агамный способ размножения встречается не только у корненожек, но также у многих жгутиковых, следовательно, отсутствие гамогонии не может считаться признаком, характерным только для корненожек и пироплазмид.

И наконец, данные по ультратонкой организации пироплазмид и корненожек показывают, что у этих двух групп одноклеточных животных совершенно различная внутренняя организация.

У корненожек отсутствуют роптрии, микронемы, микропоры, субпелликулярные микротрубочки, в то время как у многих видов пироплазмид эти органеллы найдены. Выдвинутых возражений вполне достаточно для того, чтобы пироплазмид не помещать в подкласс Rhizopoda.

Сторонники выделения пироплазмид в отдельный класс (Pieckarski, 1954; Biocca, 1956; Levine, 1961) обосновывают свое решение тем, что пироплазмиды не имеют достаточно четких признаков, которые позволили бы установить их принадлежность к тому или иному классу. Дейст-

вительно, пироплазмид нельзя сближать ни с инфузориями, ни с книдоспородиями, ни с плазмоспоридиями, ни с жгутиковыми, ни с корненожками. Что же касается различий между пироплазмидами и споровиками, то тут дело обстоит несколько иначе. У всех известных в настоящее время споровиков в жизненном цикле имеется половой процесс. Поэтому многим исследователям при выяснении филогенетических отношений между пироплазмидами и споровиками представляется важным решение вопроса о том, развиваются ли пироплазмиды с участием полового процесса, или же в их цикле развития этот процесс отсутствует и происходит только агамное размножение.

Мнения по этому вопросу расходятся. Одни исследователи (Christophers, 1907a, 1907b; Марциновский, Белицер, 1907, 1908; Dennis, 1932; Петров, 1938, 1939; Цапрун, 1952, 1954, 1957; Riek, 1964, 1966; Schein, 1975; Schein et al., 1975; Mehlhorn et al., 1975; Mehlhorn, Schein, 1976, 1977a, 1977b) считают, что в цикле развития пироплазмид имеется половой процесс, протекающий по типу анизогамной или изогамной копуляции. Другие исследователи (Koch, 1906; Ли, 1957) не приводят фактов наличия полового процесса у пироплазмид, но и не отрицают возможность существования такового. Третья группа исследователей (Regendanz, Reichenow, 1933; Reichenow, 1935; Regendanz, 1936; Shortt, 1936; Полянский, Хейсин, 1959; Муратов, Хейсин, 1959; Крылов, 1965) не находит у пироплазмид копуляции.

Таким образом, современный уровень знаний не позволяет окончательно решить вопрос о наличии или отсутствии полового процесса в жизненном цикле пироплазмид. Однако так ли уже это важно для установления филогенетических связей между пироплазмидами и споровиками? По-видимому, нет. Работами ряда исследователей (Hutchison, Work, 1969; Hutchison et al., 1970; Siim et al., 1969; Frenkel et al., 1970a, 1970b) показано, что *Toxoplasma gondii* развивается в хозяевах, относящихся к семейству Felidae по «кокцидийному» типу с участием полового процесса и является типичным представителем Sporozoa. Между тем, хорошо известно, что *T gondii* может также неопределенно длительное время агамно размножаться в других хозяевах.

Предположим, что у агамных стадий *T gondii*, паразитирующих в хозяевах, не относящихся к Felidae, появился переносчик. Что произойдет с жизненным циклом *T gondii*? Очевидно, реализуются два способа циркуляции этого паразита в природе — при одном в жизненном цикле паразита будет существовать половой процесс, при другом — нет. Возможно, в дальнейшем это приведет к образованию самостоятельных видов, которые будут иметь различные жизненные циклы, но тем не менее тесно филогенетически связанных между собой. На этом гипотетическом примере видно, что недостает буквально одного шага для того, чтобы от *T gondii* отделились агамные стадии, способные существовать самостоятельно.

Вполне логично предположить, что некоторые пироплазмиды, например, *Babesia* могли реализовать рассматриваемый путь эволюции. При питании на позвоночных хозяевах в клещей могли попадать агамные стадии развития протобабезий и адаптироваться к жизни в организме кровососущих клещей и позвоночных хозяев, утеряв таким образом гамогонию и приспособившись к трансовариальной передаче у клещей. Поэтому способность бабезий циркулировать в организме клещей трансовариально не следует рассматривать как признак, препятствующий их сближению со Sporozoa. Нельзя противопоставлять жизненный цикл *Babesia* жизненному циклу Haemosporidia только на том основании, что последний завершается в теле переносчика формированием спорозоитов, неспособных продолжать свое развитие в беспозвоночном хозяине; эти аргументы не могут указывать на отсутствие филогенетических связей между Haemosporidia и Piroplasmida, тем более, что

трансовариальная передача и более тесная адаптация к переносчикам свойственна только Babesiidae и не наблюдается у других пироплазмид — Theileriidae и Nicolliidae. Таким образом, логический анализ, основанный на современных знаниях о жизненных циклах споровиков, не исключает возможность реализации разными группами споровиков различных путей эволюции, и можно допустить, что у форм, эволюционно наиболее продвинутых, половой процесс мог быть утерян. Разумеется, подобного рода рассуждения не могут рассматриваться как бесспорное доказательство отсутствия гамогонии у *Babesia*, но они показывают, что потеря полового способа размножения у некоторых форм споровиков логически возможна. Поэтому отсутствие наблюдений за процессом копуляции у пироплазмид не является непреодолимым препятствием для установления родства между Piroplasmida и Sporozoa.

Анализ распространения пироплазмид по хозяев дает дополнительную информацию о филогении этой группы простейших. Пироплазмиды наиболее широко распространены среди позвоночных животных, они найдены у рыб, амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих, в то время как у беспозвоночных пироплазмиды обнаружены пока только в надсемействе Ixodoidea класса Arachnoidea. Адаптация паразитов к хозяевам требует длительного периода, поэтому расселение пироплазмид в царстве животных есть функция времени. Следовательно, особенности распространения пироплазмид указывают на их более древнюю связь с позвоночными животными и позволяют предположить, что путь к кровепаразитизму у Piroplasmida начался так же, как и у Haemosporidia, из стенки кишечника позвоночных хозяев, а не беспозвоночных переносчиков. Эта аналогия в эволюции кровепаразитизма у Haemosporidia и Piroplasmida может служить косвенным доказательством наличия филогенетических связей у пироплазмид с кровеспоровиками.

Высказанное предположение подкрепляется наблюдениями за эволюцией жизненных циклов споровиков.

Жизненные циклы Sporozoa иллюстрируют все переходы от кишечно-эпителиального образа жизни к типичному кровепаразитизму. Некоторые виды *Eimeria* (*E. acervulina*, *E. brunetti*) паразитируют исключительно в стенке кишечника, другие (*E. arloingi*) часть жизненного цикла проделывают в мезентериальных лимфатических узлах, третьи (*E. stidai*, *E. truncata*) размножаются в печени и почках. У споровиков рода *Schellakia* часть жизненного цикла протекает в стенке кишечника, но в стадии спорозоита они локализуются в эритроцитах позвоночного хозяина. Представители родов *Haemoproteus*, *Leucocytozoon*, *Plasmodium* полностью оторвались от кишечника позвоночного хозяина, но у них еще остались внутриклеточные преэритроцитарные стадии развития. Пироплазмиды из семейства Theileriidae также имеют преэритроцитарные стадии, развивающиеся в лимфоцитах и гистоцитах, а Babesiidae и Nicolliidae уже полностью перешли к паразитированию в кровяном русле позвоночного хозяина и утеряли в процессе эволюции все стадии преэритроцитарного развития.

Существование многих видов споровиков, жизненные циклы которых позволяют проследить путь пироплазмид из стенки кишечника в кровяное русло позвоночного хозяина, — не единственное доказательство родства Piroplasmida со Sporozoa. Характерно, что у Sporozoa и Piroplasmida очень много общих черт в ультратонкой организации. Одно из важных полифункциональных образований — клеточная оболочка Piroplasmida, — имеет сходное строение с таковой у Coccidiida и Haemosporidia и состоит у расселяющихся стадий из трех мембран (Vivier, Petitprez, 1969; Vivier et al., 1970). Под клеточной оболочкой Coccidiida и Haemosporidia от второго полярного кольца по направлению к дистальному полюсу идут субпелликулярные микротрубочки;

аналогичные образования описаны у *Babesia bigemina* из клещей (Friedhoff, Scholtyseck, 1969). У Coccidiida и Haemosporidia имеется характерное структурное образование — микропора, представляющая собой канал, сформированный мембранами внутреннего мембранного комплекса. Эта органелла найдена у *Theileria parva* (Büttner, 1967a, 1967b), у *Babesia ovis* (Friedhoff, Scholtyseck, 1968a, 1968b) и у *B. bovis* (Potgieter et al., 1976). В зоне апикального полюса у Coccidiida и Haemosporidia имеются электронноплотные булавовидные с извилистыми утонченными концами органеллы — роптрии. Вокруг роптрий располагаются гомогенные с электронноплотным матриксом структуры — микронемы, имеющие, по-видимому, структурную и функциональную связь с роптриями. Роптрии обнаружены у *Babesia canis* (Büttner, 1968) и у *B. bigemina* (Scholtyseck, Mehlhorn, 1970). Микронемы описаны у *Theileria parva* (Büttner 1967a, 1967b), у *Babesia ovis* (Friedhoff, Scholtyseck, 1968a, 1968b) и у *B. bigemina* (Scholtyseck, Mehlhorn, 1970).

У большинства Haemosporidia и у всех Piroplasmida на апикальном полюсе отсутствует коноид, свойственный Coccidiida, но так же, как и у Coccidiida, имеются полярные кольца, выполняющие, по-видимому, структурную функцию. По мнению Вивье (Vivier, 1977), коноид — производное центриолей, поэтому у споровиков, не имеющих центриолей, коноид не формируется.

Отсутствие ооцист и спор у Piroplasmida следует рассматривать как результат более глубокой адаптации их к кровепаразитизму. Переход к кровепаразитизму с подключением в жизненный цикл переносчика полностью исключает соприкосновение паразита со средой второго порядка и делает наличие оболочек, выполняющих защитные функции, необязательным.

Анатомическое сходство Piroplasmida с Coccidiida, Adeleida и Haemosporidia, особенности их расселения по хозяевам и наличие в жизненных циклах стадий, иллюстрирующих переход к кровепаразитизму из стенки кишечника позвоночного хозяина, указывает на родство этих организмов и препятствует выделению Piroplasmida в отдельный класс. Piroplasmida — группа простейших, по своему объему и структурной организации очень близкая к Haemosporidia, поэтому Piroplasmida не следует выделять из Sporozoa, а нужно так же, как и Haemosporidia, оставить в этой группе простейших в ранге отряда.

Проведенный анализ предполагает следующее положение Piroplasmida в системе:

Подцарство Protozoa
Тип Sporozoa
Класс Coccidiomorpha
Отряд Piroplasmida

Филогенетические взаимоотношения Sporozoa в пределах подцарства Protozoa до последнего времени оставались неясными и обсуждение их не выходило за пределы догадок и предположений. Такое состояние вопроса в значительной мере было обусловлено отсутствием каких-либо звеньев или переходных форм, связывающих Sporozoa с другими группами простейших. Поэтому большой интерес представляет работа Перкинса (Perkins, 1976) по ультратонкой организации зооспор *Dermocystidium marinum* — паразита устриц *Crassostrea virginica*. Было показано, что зооспоры *Dermocystidium virginica* на апикальном полюсе имеют коноид, полярное кольцо, от которого отходят до 39 субпелликулярных микротрубочек, роптрии и микронемы. Кроме органоидов апикального полюса, зооспоры и трофозоиты *D. marinum* снабжены типичными микропорами. Наряду с апикальном комплексом и микропорой — органеллами, встречающимися только у Sporozoa, зооспоры *D. marinum* имеют два жгутика, один из которых расположен спереди. Наряду с двужгу-

тиковыми клетками встречаются формы с четырьмя жгутиками. Автор склонен рассматривать четырехжгутиковые зооспоры как продукт неполного цитокинеза, но не копуляции. Если это действительно так, то *D. marinum*, имеющая все органеллы апикального комплекса и жгутики, может рассматриваться как переходная форма между жгутиковыми и споровиками.

Примитивные формы протоспоровиков, видимо, начали заселять своих хозяев через кишечник, а затем постепенно возникал внутриклеточны паразитизм и осуществлялась все более и более глубокая адаптация паразитов к организму хозяина. Поэтому примитивными среди Sporozoa следует считать организмы, у которых в жизненном цикле сохранились стадии, развивающиеся внеклеточно. К таким организмам в первую очередь можно отнести многие виды Gregarinomorpha. Ранние стадии развития у них локализуются внутриклеточно, а поздние развиваются вне клеток хозяина. У Coccidiomorpha отмечается более глубокая адаптация к хозяину, но и среди них есть группы организмов — Coccidiida и часть Adeleida, у которых в жизненном цикле имеются внеклеточные стадии развития. Наиболее тесная связь паразитов с хозяевами существует у Haemosporidia и Piroplasmida. Если эта схема справедлива, то эволюционно продвинутыми среди Sporozoa можно считать Haemosporidia и Piroplasmida.

ЛИТЕРАТУРА

Антипин Д. Н., Ершов В. С. Золотарев Н. А., Саляев В. А. Паразитология и инвазионные болезни сельскохозяйственных животных. М., Гос. изд. сельхоз. лит., 1959, 492 с.

Догель В. А., Полянский Ю. И., Хейсин Е. М. Общая протозоология. М.—Л., Изд. АН СССР, 1962, 592 с.

Крылов М. В. Некоторые данные по циклу развития P. bigeminum в позвоночном хозяине. — Тр. 5 конф. по природноочаговым бол. и вопр. паразитол. республик Сред. Азии и Казахстана. Фрунзе, 1964а, вып. 4, с. 160—161.

Крылов М. В. (Krylov M. V.). Exoerythrocytal development stages of Piroplasma bigeminum. Acta protozool., 1964б, v. 2, fasc. 8, p. 98—102.

Крылов М. В. О развитии некоторых пироплазмид в организме позвоночных хозяев. — Acta protozool., 196 1964в, v. 2, fasc. 31, p. 308—320.

Крылов М. В. Развитие Nuttallia tadzhkistanica в беспозвоночном хозяине. — Acta protozool., 1965, в. 3, фасз. 35, p. 369—382.

Крылов М. В., Костенко Л. А., Снигиревская Е. С. Ультратонкое строение Nuttallia musculi Muratov, 1966 (Piroplasmida). — Паразитология, т. 7, № 6, с. 481—484.

Ли П. Н. О формах развития Babesiella ovis в личинках и нимфах Rhipicephalus burca. — Тр. Укр. н.-и. ин-та экспер. ветер., 1957, т. 24, с. 283—287.

Марциновский Е. М., Белицер А. В. О развитии пироплазм в теле клеща. — Ветер. жизнь, 1907, № 46, с. 696—696.

Марциновский Е. М., Белицер А. В. О развитии пироплазм лошади в теле клеща. — Вестник обществ. ветер., 1908, № 10, с. 444—445.

Муратов Е. А., Хейсин Е. М. Развитие Piroplasma bigeminum в клещах Boophilus calcaratus. — Зоол. журн., 1959, т. 38, вып. 7, с. 970—986.

Петров В. Г. Развитие Babesia bovis в клещах Ixodes ricinus L. — Автореф. Сов. ветер., 1938, № 3, с. 51—52.

Петров В. Г К вопросу о развитии Babesiella bovis в организме клещей Ixodes ricinus. — Тр. Лен. пиропл. станции, 1939, № 1, с. 58—65.

Полянский Ю. И., Хейсин Е. М. Исследования цикла развития Babesiella bovis в клещах Ixodes ricinus. — Изв. Карельского филиала АН СССР, 1959, вып. 4, с. 5—13.

Хейсин Е. М. О положении пироплазмид в системе простейших. — Тр. Всесоюзн. ин-та эксперим. ветер., 1963, т. 28, с. 40—50.

Цапрун А. А. Развитие возбудителей гемоспоридиозов лошадей в клещах-переносчиках. — Тр. Всесоюзн. ин-та эксперим. ветер., 1952, т. 19, с. 36—42.

Цапрун А. А. Взаимосвязь между временем насасывания крови зараженными клещами Dermacentor и развитием у них в слюнных железах отдельных стадий возбудителя пироплазмоза лошадей — Piroplasma caballi. — Сб. науч. работ Сиб. н.-и. ветер. ин-та, 1954, т. 5, с. 283—286.

Цапрун А. А. Материалы по развитию Piroplasma caballi в клещах рода Dermacentor. — Тр. Всесоюзн. ин-та эксперим. ветер., 1957, т. 21, с. 221—240.

Якимов В. Л. Болезни домашних животных, вызываемые простейшими (Protozoa). Ветеринарная протозоология. М.—Л., 1931, 864 с.
Bayer M., Dennis K. Elektronenoptische Untersuchungen an Babesia canis. — Zeitschr. Tropenmed. Parasitol., 1961, Bd. 12, № 28, S. 28—35.
Biocca E. Alcune considerazioni sulla sistematica dei protozoi e sula untilita di creare una nuova classe di protozoi. — Rev. Brasil. Malariol., 1956, v. 8, p. 91—102.
Breinl A., Hindle E. Contributions to the morphology and life-history of Piroplasma canis.-Ann. trop. Med. Parasitol., 1908, v. 2, p. 233—248.
Büttner D. W. Die Feinstruktur der Merozoiten von Theileria parva. — Zeitschr. Tropenmed. Parasitol., 1967a, Bd. 18, S. 224—244.
Büttner D. W. Elektronenmikroskopische Studien der Vermehrung von Theileria parva im Rind.-Zeitschr. Tropenmed. Parasitol., 1967b, Bd. 18, S. 245—268.
Christophers F. R. Preliminary note on the development of the Piroplasma canis in the tick.-Brit. Med. J., 1907a, v. 1, p. 76—78.
Christophers S. R. Piroplasma canis and its life cycle in the tick. — Sci. memoirs by off. of the Meat. and San. Dep. Gov. India, 1907b, v. 29, № 5, p. 1—83.
Dennis E. The life-cycle of Babesia bigemina (Smith and Kilborne) of Texas cattle-fever in the tick Margaropus annulatus (Say), with notes on the embryology of Margaropus.-Univ. Calif., Publ. Zool., 1932, v. 36, p. 263—298.
Du Toit P. J. Zur Systematik der Piroplasmen.-Arch. Protistenk., 1918, S. 84—104.
França C. Sur la classification des Piroplasmes et description de deux formes de ces parasites. Arch. R. Inst. Bact. Camara Pestana, 1910, t. 3, p. 10—18.
Frenkel J. K., Dubey J. P., Miller N. L. Toxoplasma gondii: A coccidia of cats, with a wide range of mammalian and avian intermidiate hosts.-Second Intern. Congr. Parasitol., 1970a, v. 56, № 4, Sect. 2, Part 1, p. 107.
Friedhoff K., Scholtyseck E. Fine structure of Babesia ovis trophozoites in Rhipicephalus bursa ticks. — J. Parasitol., 1968a, v. 54, p. 1246—1250.
Friedhoff K., Scholtyseck E. Feinstrukturen von Babesia ovis (Piroplasmidea) in Rhipicephalus bursa (Ixodoidea). Transformation spheroider Formen zu Vermicularformen. — Zeitschr. Parasitenk., 1968b, Bd. 30, S. 347—359.
Friedhoff K., Scholtyseck E. Feinstrukturen der Merzoiten von Babesia bigemina in Ovar von Boophilus decoloratus. — Zeitschr. Parasitenk., 1969, Bd. 32, S. 266—283.
Grell K. G. Protozoology. — Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, 1973, 554 p.
Hutchison V. M., Work K. Observations on the fecal transmission of Toxoplasma gondii. — Acta pathol. et microbiol. Scand., 1969, № 2, p. 275—282.
Hutchison V. M., Dunachie J. F., Siim J. C., Work K. Coccidian-like nature of Toxoplasma gondii. Britisch Med. J., 1970, № 5689, p. 142—144.
Kinoshita K. Untersuchungen über Babesia canis (Piana und Galli-Valerio). — Arch. Protistenk., 1907, Bd. 8, S. 294—320.
Koch R. Beitrage zur Entwicklungsgeschichte der Piroplasmen. — Zeitschr Hyg. Infektionskr., 1906, Bd 54, S. 1—7.
Lankester E. R. On undulina, the type of a new group of Influsoria. — Quart. J. Microscop. Sci., 1871, v. 11, p. 387—389.
Lankester E. R. On drepanidium ranarum, the cellparasite of the frog's blood and spleen (Gaulés Würmschen). Quart. J. Microscop. Sci., 1882, v. 22, p. 53—65.
Lapage G. Veterinary Parasitology. — Oliver and Boyd, Edinburgh, London, 1956, 964 p.
Levine N. D. Problems in the systematics of the «Sporozoa». — J. Protozool., 1961, v. 8, p. 442—451.
Levine N. D. Taxonomy of the Sporozoa.-J. Parasitol., 1970, v. 56, № II, p. 208—209.
Levine N. D. Taxonomy of the Piroplasms. — Trans. Am. Microscop. Soc., 1971, v. 90, № 1, p. 2—33.
Levine N. D. Introduction, History, and Taxonomy. — In book: The Coccidia. Univ. Pork Press, Baltimore, Butterworths, London, 1973, p. 1—22.
Mehlhorn H., Schein E. Elektronenmikroskopische Untersuchungen an Entwicklungsstadien von Theileria parva (Theiler, 1904) im Darm der überträgerzecke Hyalomma anatolicum excavatum (Koch, 1884). — Tropenmed. und Parasitol., 1976, Bd. 27, № 2, S. 182—191.
Mehlhorn H., Schein E. Electron microscopic studies of the life cycle of Theileria annulata and T. parva. — The fifth Intern. Congr. Protozool., 1977a, p. 23.
Mehlhorn H., Schein E. Electron microscopi studies of the development kinetes in Theileria annulata Dschunkowsky et Luhs, 1904 (Sporozoa, Piroplosmea). — J. Protozool., 1977b, v. 24, № 2, p. 249—257.
Mehlhorn H., Weber G., Schein E., Büschner G. Elektonenmikroskopische Untersuchung an Entwicklungsstadien von Theileria annulata (Dschunkowsky, Luhs, 1904) im Darm und in der Hämolymphe von Hyalomma anatolicum (Koch, 1844). Zeitschr. Parasitenk., 1975, Bd. 48, S. 137—150.
Perkins F. O. Zoospores of the oyster pathogen Dermocystidium marinum. I. Fine structure of the conoid and other sporozoan — like organelles. J. Parasitol., 1976, v. 62, p. 959—974.

Pieckarski G. Lehrbuch der Parasitologie. — Springer, Berlin, 1954, 760 p.
Poisson R. Sporozoaires incertains. — En livre: Traité de Zoologie. Paris, Masson et C[ie], 1953, t. 1, fasc. 2, p. 935—975.
Potgieter E. T., Els H. J., van Vuuren A. S. A fine structure of merozoites of Babesia bovis in the gut epithelium of Boophilus microplus. — Onderstepoort. J. Vet. Ros., 1976, v. 43, № 1, p. 1—9.
Regendanz P. Über den Entwicklungsgang von Babesia bigemina in der Zecke Boophilus micropulus. — Zeitschr. Bakt. Parasitol. Infektionskr. Orig., 1936, Bd. 137, S. 423—428.
Regendanz P., Reichenow E. Die Entwicklung von Babesia canis in Dermacentor reticulatus. — Arch. Protistenk., 1933, Bd. 79, № 1, p. 50—71.
Reichenow E. Übertragungsweise und Entwicklung der Piroplasmen. — Zeitschr. Bakt. Parasitol. Infektioskr. Orig., 1935, Bd. 135, S. 107.
Riek R. F. The life cycle of Babesia bigemina (Smith, Kilborne, 1893) in the tick vector Boophilus microplus (Canestrini). — Austral. J. Agricult. Res., 1964, v. 15, № 5, p. 802—821.
Riek R. F. The life cycle of Babesia argentina (Lignieres, 1903) in the tick vetor Boophilus microplus (Canestrini). — Austral. J. Agricult. Res., 1966, v. 17, p. 247—254.
Rudzinska M. A., Trager W. Intracellular phagotrophy in Babesia rodhaini as revealed by electron microscopy. — J. Protozool., 1962, v. 9, p. 279—288.
Schein E. On the cycle of Theileria annulata (Dschunkowsky and Luhs, 1904) in the mitgut and hemolymph of Hyalomma anatolicum excavatum (Koch, 1844). — Zeitschr. Parasitenk., 1975, Bd. 47, № 2, S. 165—167.
Schein E., Büschner G., Friedhoff K. Lichtmicroscopische Untersuchungen über die Entwicklung von Theileria annulata (Dschunkowsky und Luhs, 1904) in Hyalomma anatolicum excavatum (Koch, 1844). — Zeitschr. Parasitenk., 1975, Bd. 48, № 2, S. 123—136.
Scholtyseck E., Mehlhorn H. Ultrastructural study of characteristic organelles (paird organelles, micronemes, micropores) of Sporozoa and related organisms. — Zeitschr. Parasitenk., 1970, Bd. 34, S. 97—127.
Scholtyseck E., Mehlhorn H., Friedhof K. The fine structure of the conoid of Sporozoa and related organisms. — Zeitschr. Parasitenk., 1970, Bd. 34, S. 68—94.
Shortt H. E. Life history and morphology of Babesia canis in the dog-tick Rhipicephalus sanguineus. — Ind. J. Med., 1936, v. 23, p. 885—920.
Siim J. C., Hutchison W. M., Work K. Transmission of Toxoplasma gondii. Further studies on the morphology of the cysts form in cat faeces. — Acta pathol. et microbiol. Scand., 1969, v. 77, № 4, p. 756—757.
Simpson C. F., Bild C. E., Stoliker H. E. Electron microscopie of Canine and equine Babesia. — Am. J. Vet. Res., 1963, v. 24, № 100, p. 408—414.
Vivier E. Relations divisions nucléares — germes infectieux dans l'evolution des Sporozoaires. 5 International Congress of Protozology, New York, 19777, p. 452.
Vivier E., Devaucholle G., Petitprez A., Porchet-Honnere E., Prensier G., Scherevel J., Vinckier D. Observations de cytologie chez les Sporozoaires. I. Les structures superficiellas chez les formes vegetatives. — Protistologica, 1970, t. 6, p. 127—150.
Vivier E., Petitprez A. La complexe membranainre superfeciel at son évolution lors de l'élaboration des individus-fils chez Toxoplasma gondii. — J. Cell. Biol., 1969, t. 43, № 2, p. 329—342.
Wenyon C. M. Protozoology. Wood, New York, 1926, v. 2, 1536 p.

БИОХИМИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ПАРАЗИТО-ХОЗЯИННЫХ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ ПРИ КОКЦИДИОЗАХ ПТИЦ

А. Е. Хованских

Представители отряда Coccidiida паразитируют почти у всех типов животных. Вызывая гибель хозяев, они причиняют большой экономический ущерб. Для познания эволюции метаболических процессов у различных групп животных, правильного понимания их положения в системе, а также целенаправленного синтеза ингибиторов метаболических процесов у паразитов необходимо глубокое изучение метаболизма нуклеиновых кислот, белков, аминокислот, липидов, витаминов, макро- и микроэлементов у кокцидий и их хозяина. Актуальность исследований обмена веществ у кокцидий повысилась и в связи с обнаружением сходства в ультраструктурной организации *Coccidia* и *Toxoplasma.*

Цел: работы — дать экспериментальный анализ некоторых показателей нуклеинового и белкового обмена у кокцидий и их хозяина.

Материал и методика

Исследования выполнены на цыплятах породы «белый леггорн» (кросс 288). Птиц выращивали в условиях, исключающих заражение кокцидиями естественным путем. Опыты по ассимиляции кокцидиями метаболитов хозяина проводили на 10-дневных цыплятах, которых заражали *Eimeria tenella* в дозе 10 тыс. спорулированных ооцист на цыпленка. В качестве меченых предшественников ДНК и РНК использовали: ^{14}С-аденин, ^{14}С-гуанин, ^{14}С-аденозин, ^{14}С-гуанозин, ^{14}С-цитозин, ^{14}С-урацил, ^{14}С-тимин, ^{14}С-цитидин, ^{14}С-уридин, ^{41}С-тимидин и ^{14}С-оротовую кислоту. В качестве меченых предшественников белка использовали ^{14}С-глицин, ^{14}С-аланин, ^{14}С-лизин, ^{14}С-фенилаланин, ^{35}S-метионин. При изучении усвоения кокцидиями железа и цинка из клетки хозяина использовали радиоизотопы ^{59}Fe и ^{65}Zn. Каждый меченый предшественник раздельно вводили 30 инвазированным цыплятам внутрибрюшинно из расчета 50 мккюри/100 г живого веса три раза через 24, 48, 96 часов после их заражения для постоянного насыщения среды обитания кокцидий (клеток кишечника хозяина) мечеными предшественниками. Затем из собранного от инвазированных цыплят помета за первые пять суток патентного периода были получены ооцисты *E. tenella.* Радиоактивность ооцист измеряли на сцинтилляционном счетчике Mark-3. В случае изучения степени ассимиляции кокцидиями гамма-излучателей ^{59}Fe и ^{65}Zn, радиоактивность ооцист измеряли на сцинтилляционном гамма-спектрометре с использованием монокристалла NaI (TI) с «колодцем». Удельную активность проб выражали в имп/мин/10^6 ооцист. При изучении ассимиляции кокцидиями аминокислот из полученных ооцист выделяли белок и измеряли его радиоактивность на сцинтилляционном счетчике Mark-3 Удельную активность выражали в имп/мин/мг белка.

Изучение ассимиляции предшественников нуклеиновых кислот внутриклеточными стадиями развития *E. tenella* проводили также методом радиоавтографии.

Опыты по изучению влияния разных видов кокцидий (*E. tenella,*

E. acervulina, E. maxima) * на скорость синтеза ДНК, РНК, белков в органах и тканях, альбуминов и иммуноглобулинов, а также содержание пропердина и активность лизоцима плазмы крови проводили на 14-дневных цыплятах.

Одну группу цыплят заражали 30 тыс. спорулированных ооцист *Eimeria tenella* на цыпленка, другую группу — *E. acervulina* в дозе 2 млн. ооцист, третью группу — *E. maxima* в дозе 60 тыс. ооцист, четвертую группу цыплят заразили смесью ооцист *E. tenella, E. acervulina* и *E. maxima* в тех же дозах и пятую — контрольную-заражению не подвергали.

При изучении синтеза ДНК в качестве предшественника использовали ^{14}C-тимидин, РНК — ^{14}C-оротовую кислоту, белка — ^{14}C-глицин. Радиоактивные предшественники вводили цыплятам контрольной и подопытной групп внутрибрюшинно в виде раствора за два часа до убоя. ^{14}C-тимидин и ^{14}C-оротовую кислоту вводили в дозе 40 мккюри, а ^{14}C-глицин — 20 мккюри/100 г живого веса. Интенсивность синтеза ДНК, РНК и белка определяли по степени включения в них меченых предшественников. Птиц убивали на 2-, 4-, 6-, 10 и 15-й дни после заражения по 10 цыплят в группе на каждый срок убоя. В опытах использовали 750 цыплят. Для исследования брали печень, поджелудочную железу, тимус, фабрициеву сумку, селезенку, двенадцатиперстную, тощую, подвздошную кишки и слепые отростки. Разделение нуклеиновых кислот на ДНК и РНК проводили по методике Шмидта, Тангаузера (Schmidt, Thannhauser, 1945). Оптическую плотность раствора ДНК и РНК определяли по методу П. Г. Цанева и Г Г Маркова (1960). Радиоактивность гидролизатов измеряли на сцинтилляционном счетчике. Белки из органов и тканей выделяли осаждением 10% трихлоруксусной кислотой с последующей обработкой насыщенным раствором уксуснокислого натрия в этиловом спирте, спиртом с эфиром и эфиром. Полученные осадки растворяли в 0,3 н. КОН. Количество белка определяли биуретовым методом на СФ-16. Радиоактивность ДНК, РНК и белка измеряли на сцинтилляционном счетчике «Паккард». Активность лизоцима в сыворотке крови определяли по методу, описанному К. А. Каграмановой (1968). Комплекс белков сыворотки крови, адсорбирующихся на зимозан, выделяли по методике Пфорда (Pfordte, 1966). Количество белка определяли по методу Лоури и соавторов (Lowry et al., 1951).

Результаты исследований

Использование кокцидиями метаболитов хозяина для собственных синтезов

Кокцидии *E. tenella* интенсивно ассимилируют основания ^{14}C-аденин и ^{14}C-гуанин из организма хозяина (см. табл.). Методом авторадиографии также показано, что ^{3}H-аденин и ^{3}H-гуанин активно включаются в ДНК и РНК шизонтов первой и второй генераций *E. tenella.*

Изучение усвоения кокцидиями пуриновых нуклеозидов из организма хозяина показало, что аденозин и гуанозин активно включаются в нуклеиновые кислоты *E. tenella.*

Таким образом, полученные данные по включению меченых аденина, гуанина, аденозина и гуанозина показывают, что пуриновые основания и нуклеозиды используются кокцидиями *E. tenella* из организма хозяина в готовом виде, т. е. кокцидиям для синтеза ДНК и РНК необходимы содер-

---

* Культура ооцист кокцидий *E. tenella, E. acervulina* и *E. maxima* получена нами из лаборатории протозоологии Всесоюзного НИВИ птицеводства.

Ассимиляция кокцидиями *Eimeria tenella* предшественников ДНК и РНК из организма хозяина ($n = 15$) ($M \pm m$)

Предшественники ДНК РНК	Ассимиляция кокцидиями меченого метаболита, имп/мин/10^6 ооцист
Пуриновые и пиримидиновые основания	
^{14}C-аденин	750 ± 25
^{14}C-гуанин	700 ± 20
^{14}C-цитозин	160 ± 10
^{14}C-урацил	120 ± 5
^{14}C-тимин	0
Пуриновые и пиримидиновые нуклеозиды	
^{14}C-аденозин	800 ± 25
^{14}C-гуанозин	820 ± 22
^{14}C-цитидин	240 ± 15
^{14}C-уридин	200 ± 10
^{14}C-тимидин	0
Низшие предшественники пиримидиновых оснований	
^{14}C-оротовая кислота	1400 ± 30

жащиеся в клетке хозяина эти метаболиты. Установлено, что *E. tenella* в меньшей мере используют ^{14}C-цитозин и ^{14}C-урацил из организма хозяина по сравнению с пуриновыми основаниями (табл. 1). Радиоавтографическим методом также показано, что ^{3}H-цитозин и ^{3}H-урацил включаются в шизонты первой и второй генедации меньше, чем пуриновые основания. Выявлено, что кокцидии *E. tenella* не используют экзогенный ^{3}H- и ^{14}C-тимин для синтеза ДНК. Нами также показано, что кокцидии *E. tenella* незначительно используют из организма хозяина нуклеозиды ^{14}C-цитидин и ^{14}C-уридин и совершенно не усваивают ^{14}C-тимидин. Это дает основание предположить, что кокцидии синтезируют тимин de novo из более низших предшественников примидинового ряда. Для доказательства этого предположения мы поставили опыт по ассимиляции кокцидиями *E. tenella* ^{14}C-оротовой кислоты — низшего предшественника пиримидинов.

Результаты исследований показали, что кокцидии *E. tenella* в процессе эндогенного развития интенсивно усваивают ^{14}C-оротовую кислоту из организма хозяина. Причем кокцидии ассимилируют ^{14}C-оротовую кислоту из среды обитания в 10 раз интенсивнее, чем урацил. Эти биохимические данные подтверждены и методом радиоавтографии. Исследования показали, что шизонты первой и второй генерации *E. tenella* активно используют ^{14}C-оротовую кислоту для синтеза нуклеиновых кислот. Активное использование кокцидиями оротовой кислоты дает основание предположить наличие у паразита ферментной системы синтеза пиримидиновых оснований. Очевидно, оротовая кислота является важным звеном в механизме питания внутриклеточных паразитов.

Робертс (Roberts et al., 1970) сообщили, что во время агамного развития in vitro *E. callospermophili* не используют ^{3}H-тимидин. Отсутствие включения ^{3}H-тимидина в ядра шизонтов третьей генерации E. nieschulzi обнаружили Майбери и соавторы (Mayberry et al.. 1974). Морган (Morgan, 1973) установлено, что шизонты и микрогаметы E. tenella не усваивают ^{3}H-тимидин. Оуллетт и соавторы (Ouellette et al., 1973) методом авторадиографии установили, что агамные стадии *E. tenella*, развивающиеся в клетках почки эмбрионального цыпленка, не усваивают ^{3}H-тимидин, но ассимилируют ^{3}H-цитидин и ^{3}H-уридин. Морган, Каннинг (Morgan, Canning, 1974) обнаружили, что ^{3}H-тимидин не усваивается шизонтами *E. tenella*, развивающимися в хориоалантоисной оболочке куриных эмбрионов, но активно ассимилируется ядром клетки хозяина.

Таким образом, результаты наших исследований и литературные данные свидетельствуют о том, что кокцидии рода *Eimeria* активно используют из организма хозяина пуриновые основания и нуклеозиды, менее интенсивно ассимилируют пиримидиновые основания и нуклеозиды, (цитозин, урацил, цитидин, уридин) и совершенно не усваивают тимин и тимидин. Пути синтеза тимидина у внутрклеточных паразитических простейших еще не изучены. Однако интенсивное использование кокцидиями оротовой кислоты из среды обитания (клетки хозяина) дает основание предположить о том, что эти паразиты вначале из оротовой кислоты синтезируют уридиловую и цитидиловую кислоты и через стадию уридиндезоксирибозофосфат синтезируют тимидин.

Имеющиеся в литературе данные об ассимиляции пуриновых и пиримидиновых оснований и нуклеозидов у близких в систематическом отношении организмов иллюстрируют сходную картину.

Так, Гатридж, Триг (Gutteride, Trigg, 1970) показали, что *Plasmodium knowlesi* хорошо включает в свои нуклеиновые кислоты пурины. Перротто и соавторы (Perrotto et al., 1971) установили аналогичную картину метаболизма пуринов у *Toxoplasma gondii*.

Анализ этих работ и наших материалов позволяет подметить общие метаболические пути у близких в систематическом отношении внутриклеточных паразитических простейших. В процессе эволюции кокцидии утратили способность синтезировать аденин, гуанин, цитозин, урацил и нуклеозиды, и только тимин и тимидин еще синтезируются ими самостоятельно.

Изучение ассимиляции кокцидиями аминокислот из клетки хозяина показало (А. Е. Хованских, 1974), что все пять аминокислот: ^{14}С-глицин, ^{14}С-аланин, ^{14}С-лизин, ^{14}С-фенилаланин, ^{35}S-метионин включаются в состав белков паразита. Однако, следует отметить, что E. tenella в 4 раза интенсивнее усваивают незаменимые аминокислоты из клетки хозяина: метионин и глицин, в 5 раз — фенилаланин и в 7 раз — лизин по сравнению с заменимой аминокислотой аланином. Эксперименты свидетельствуют о том, что существует избирательность в ассимиляции кокцидиями различных аминокислот в ходе биохимического синтеза белков паразита.

При изучении степени ассимиляции кокцидиями микроэлементов железа и цинка из клетки хозяина А. Е. Хованских, М. В. Крылов (1976) установили, что паразит в процессе эндогенного развития использует из клетки хозяина ^{59}Fe и ^{65}Zn. Можно предположить, что железо и цинк используются кокцидиями из клетки хозяина для синтеза железо- и цинксодержащих энзимов: каталазы, пероксидазы, цитохромоксидазы, карбоангидразы, алкогольдегидрогеназы и других ферментов.

Таким образом, радиоизотопные исследования обмена веществ у кокцидий свидетельствуют о том, что в процессе развития и размножения паразиты избирательно используют пуриновые и пиримидиновые основания, нуклеозиды, оротовую кислоту, аминокислоты и химические биогенные элементы из организма хозяина.

Материалы о метаболических взаимодействиях паразита и хозяина имеют важное значение для расшифровки механизмов питания внутриклеточных паразитов, изучения эволюции метаболических процессов у различных групп животных и правильного понимания их положения в системе, а также для целенаправленного синтеза ингибиторов метаболических процессов у паразитов.

Влияние *Eimeria tenella*, *E. acervulina*, *E. maxima* на показатели нуклеинового и белкового обмена в организме хозяина

Проведенные исследования показали, что на 4-, 6-й дни после заражения цыплят происходило увеличение включения ^{14}С-тимидина в ДНК

печени всех опытных групп в 1,2—1,3 раза по сравнению с контролем ($P < 0,05$). Максимальная активация синтеза ДНК в печени обнаружена при одновременном заражении цыплят смесью ооцист *E. tenella*, *E. acervulina* и *E. maxima*. На 2-, 10- и 15-й дни инвазии различий в синтезе ДНК в печени цыплят между опытными и контрольной группами не обнаружено. При заражении цыплят раздельно *E. tenella*, *E. acervulina*, *E. maxima* и одновременно тремя видами кокцидий установлено повышение скорости включения ^{14}C-тимидина в ДНК поджелудочной железы на 4- и 6-й дни инвазии в 1,2—1,3 раза ($P < 0,05$). Максимальная активация синтеза ДНК в поджелудочной железе обнаружена при одновременном заражении цыплят *E. tenella*, *E. acervulina* и *E. maxima*. На 2-, 10- и 15-й дни инвазии различий в биосинтезе ДНК в поджелудочной железе не обнаружено ($P > 0,05$). Несомненный интерес представляют результаты исследований обмена нуклеиновых кислот в иммунокомпетентных органах птиц. Так, на 2-й день после заражения цыплят как раздельно *E. tenella*, *E. acervulina* и *E. maxima*, так и смесью ооцист из трех видов кокцидий выявлена стимуляция синтеза ДНК в тимусе и фабрициевой сумке в 1,2—1,3 раза по сравнению с контролем ($P < 0.05$). На 4-й день после заражения *E. tenella* и смесью ооцист обнаружилась тенденция к понижению скорости включения ^{14}C-тимидина в ДНК тимуса и фабрициевой сумки по сравнению со 2-м днем инвазии, а на 6-е сутки после заражения выявлено угнетение синтеза ДНК в этих органах на 27,8% ($P < 0,05$). Инвазия же цыплят *E. acervulina* и *E. maxima* вызывает усиление синтеза ДНК в тимусе и фабрициевой сумке на 4-и 6-й дни после заражения в 1,3 раза. ($P < 0,05$). Следовательно, заражение цыплят *E. tenella* и смесью ооцист из трех видов кокцидий *E. tenella*, *E. acervulina* и *E. maxima* на 4-и и 6-й дни инвазии, т. е. в острый период заболевания, вызывает угнетение синтеза ДНК в тимусе и фабрициевой сумке. На 10- и 15-й дни инвазии во всех подопытных и контрольной группах различий в синтезе ДНК в тимусе и фабрициевой сумке не обнаружено. Изучение синтеза ДНК в селезенке у цыплят, зараженных разными видами кокцидий и одновременно тремя видами *E. tenella*, *E. acervulina*, *E. maxima*, показало, что со 2-го по 10-й день опыта во всех группах происходила стимуляция синтеза ДНК в 1,2—1,7 раза ($P < 0,05$). Максимальная активация синтеза ДНК установлена на 4- и 6-й дни инвазии, т. е. в острый период заболевания. Повышенный синтез ДНК в селезенке отмечен при заражении цыплят E. *tenella*, *E. maxima* и смесью из трех видов ооцист.

Стоит специально остановиться на полученных нами результатах метаболизма нуклеиновых кислот в кишечнике (месте роста и размножения кокцидий) у цыплят, инвазированных различными видами кокцидий. Заражение цыплят *E. acervulina* и *E. maxima* и смесью ооцист, состоящей из трех видов кокцидий, приводит к увеличению синтеза ДНК в двенадцатиперстной кишке на 2-, 4-, 6- и 10-й дни инвазии в 1,3—1,7 раза ($P < 0,05$). Максимальная активация синтеза ДНК отмечена на 4-й день инвазии, т. е. в период образования шизонтов и мерозоитов второй генерации. Кокцидиоз цыплят, вызванный *E. acervulina* и *E. maxima* и смесью ооцист, приводит к повышению включения ^{14}C-тимидина в ДНК тощей кишки на 2-, 4-, 6- и 10-й дни после заражения в 1,3—1,5 раза ($P < 0,05$). Максимальная стимуляция синтеза ДНК в тощей кишке выявлена на 4-й день с начала опыта. При инвазии цыплят *E. acervulina*, *E. maxima*, а также смесью ооцист происходило увеличение скорости включения ^{14}C-тимидина в ДНК подвздошной кишки со 2-го по 10-й день в 1,2—1,6 раза ($P < 0,05$). Наибольшее повышение включения ^{14}C-тимидина в ДНК подвздошной кишки отмечено на 4-й день опыта. Инвазия цыплят *E. tenella* не вызывала изменений в интенсивности включения ^{14}C-тимидина в ДНК тонкого отдела

кишечника по сравнению с контролем. Однако заражение цыплят *E. tenella* и смесью ооцист приводило к стимуляции синтеза ДНК в слепых отростках кишечника на 2-, 4-, 6- и 10-й дни инвазии в 1,2—1,4 раза ($P < 0,05$). Максимальное включение ^{14}C-тимидина в ДНК слепых отростков кишечника обнаружено на 4-й день после заражения цыплят. В двенадцатиперстной, тощей и подвздошной кишках изменений в синтезе ДНК не обнаружено. Полученные данные свидетельствуют о том, что наибольшее включение ^{14}C-тимидина в ДНК тонкого отдела кишечника и слепых отростков обнаружено при одновременном заражении цыплят *E. tenella*, *E. acervulina* и *E. maxima*. На 15-й день инвазии во всех четырех опытных группах изменений в синтезе ДНК в кишечнике не обнаружено по сравнению с контролем.

Результаты исследований скорости синтеза РНК в органах и тканях цыплят при кокцидиозах показали, что в печени и поджелудочной железе во всех четырех подопытных группах цыплят синтез РНК повышается в 1,2—1,5 раза ($P < 0,05$) на 4- и 6-й дни после заражения. Максимальное включение ^{14}C-оротовой кислоты в РНК печени и поджелудочной железы установлено при заражении цыплят смесью *E. tenella*, *E. acervulina* и *E. maxima*. Заражение цыплят раздельно *E. tenella*, *E. acervulina*, *E. maxima* и смесью ооцист вызывает стимуляцию синтеза РНК в тимусе и фабрициевой сумке на 2-й день инвазии в 1,2—1,4 раза ($P < 0,05$). Максимальное включение меченого предшественника в РНК происходило при одновременном заражении цыплят тремя видами кокцидий. На 4-й, 6- и 10-й дни инвазии активация синтеза РНК сохранялась при заражении цыплят только *E. acervulina* и *E. maxima*. У цыплят, инвазированных *E. tenella* и смесью ооцист, происходило угнетение синтеза РНК в тимусе с 4-го по 10-й день, а в фабрициевой сумке с 4-го по 6-й дни инвазии на 20,0—26,4% ($P < 0,05$). Наибольшее ингибирование синтеза РНК в тимусе и фабрициевой сумке обнаружено при инвазировании цыплят смесью ооцист, состоящей из трех видов кокцидий. У цыплят, зараженных раздельно *E. acervulina*, *E. maxima* и одновременно тремя видами кокцидий *E. tenella*, *E. acervulina* и *E. maxma*, обнаружено повышение включения ^{14}C-оротовой кислоты в РНК двенадцатиперстной, тощей и подвздошной кишок со 2-го по 10-й день инвазии в 1,2—1,4 раза ($P < 0,05$). Максимальная активация синтеза РНК установлена на 4-й день после заражения цыплят всеми видами кокцидий. Повышенное включение меченого предшественника в РНК выявлено при инвазии цыплят смесью из трех видов кокцидий. Различий в синтезе РНК в тонком кишечнике при заражении цыплят *E. tenella* не обнаружено. Заражение цыплят *E. tenella* и смесью ооцист *E. tenella*, *E. acervulina* и *E. maxima* вызывает стимуляцию синтеза РНК в слепых отростках кишечника со 2-го по 10-й день инвазии в 1,2—1,5 раза ($P < 0,05$). Максимальная активация синтеза РНК в слепых отростках кишечника отмечена на 4-й день после заражения цыплят, т. е. в период образования шизонтов второй генерации. При заражении цыплят *E. acervulina и E. maxima* изменений в скорости включения ^{14}C-оротовой кислоты в РНК слепых отростков кишечника не выявлено. На 15-й день инвазии во всех четырех подопытных группах изменений в синтезе РНК в тонком кишечнике и слепых отростках по сравнению с контролем не обнаружено.

Анализ полученных данных показывает, что под влиянием кокцидийной инвазии в организме цыплят происходят глубокие изменения в метаболизме нуклеиновых кислот. Стимуляция синтеза ДНК и РНК в печени свидетельствует о важной роли нуклеиновых кислот в биосинтезе как структурных белков печени, так и плазменных белков крови и, в частности, альбуминов. Это проливает свет на механизмы компенсаторного действия печени при патологических процессах, которая в данном случае выражается в усиленной секреции альбумина, что обеспечивается

интенсификацией биосинтеза ДНК и РНК в печени. Повышение скорости синтеза ДНК и РНК в поджелудочной железе можно объяснить повышением потребности в различных фракциях РНК для обеспечения биосинтеза белка в этом органе. Стимуляцию синтеза ДНК и РНК в тимусе в период инвазии, вероятно, можно объяснить пролиферацией клеток и усиленным биосинтезом белка в нем. Известно, что тимус у птиц несет основную ответственность за создание клеточного иммунитета. Активация синтеза нуклеиновых кислот в фабрициевой сумке цыплят при кокцидиозах связана с важной ролью этого органа в гуморальном иммунитете. Установлено, что дифференцировка больших лимфоцитов и плазматических клеток в организме птиц происходит под контролем фабрициевой сумки. Интенсификация белкового синтеза в этом органе значительно увеличивается так же, как и потребности в различных фракциях РНК.

Полученные экспериментальные данные свидетельствуют и о том, что на 4-й и 6-й дни после заражения цыплят *E. tenella* и смесью из трех видов кокцидий происходит подавление биосинтеза ДНК и РНК в тимусе и фабрициевой сумке. Затем, в процессе выздоровления, синтез нуклеиновых кислот в этих органах восстанавливается до нормы. Результаты исследований об активации синтеза ДНК и РНК в селезенке цыплят при кокцидиозах свидетельствуют о важной роли этих макромолекул в синтезе иммуноглобулинов. Установленная нами активация биосинтеза ДНК и РНК в тимусе, фабрициевой сумке и селезенке кур при кокцидиозах указывает на важную роль нуклеиновых кислот в формировании противококцидиозного иммунитета и является показателем повышенной иммунобиологической реактивности организма птицы в процессе переболевания кокцидиозом. Стимуляция синтеза ДНК и РНК в кишечнике (местах развития и размножения кокцидий *E. tenella*, *E. acervulina* и *E. maxima*) у инвазированных цыплят является ответной реакцией хозяина. Активация синтеза нуклеиновых кислот в этом случае связана с тем, что паразит стимулирует в клетке хозяина дополнительный синтез ДНК и РНК, необходимых для подготовки клетки к резкому увеличению синтеза белков. Максимальная активация синтеза ДНК и РНК в местах локализации и развития кокцидий *E. tenella*, *E. acervulina* и *E. maxima* приходится на 4-й день инвазии, в период образования шизонтов второй генерации. Нами (Хованских, Михайлов, 1976) установлено, что заражение цыплят E. tenella вызывает стимуляцию синтеза ДНК, РНК и белка в слепых отростках кишечника со 2-го по 10-е сутки инвазии. Максимальная активация синтеза указанных соединений в зараженных слепых отростках хозяина обнаружена на 4-й день инвазии, в период второй агамной генерации. Увеличение количества ДНК в ядрах клеток слепых отростков кишечника при развитии в них шизонтов второй генерации *E. tenella* обнаружили Т. В. Бейер, Т. А. Шибалова (1974). Флетчер, Мэгрет (Fletcher, Maegrait, 1962), Т. В. Бейер, Н. В. Сидоренко (1973) установили, что в зараженной клетке резко активируется окислительный обмен. Броунинг и соавторы (Browning et al., 1976) обнаружили активацию синтеза ДНК в зараженной культуре клеток *E. tenella*. Автор высказывает предположение, что стимуляция синтеза ДНК обусловлена какой-то субстанцией, выделяемой паразитом в окружающую среду.

Таким образом, при внутриклеточном паразитизме в местах размножения и развития кокцидий *E. tenella*, *E. acervulina*, *E. maxima* существенно стимулируется биосиетез ДНК и РНК.

В результате исследований интенсивности биосинтеза белков в различных органах и тканях цыплят установлено, что на 4-, 6- и 10-й дни после заражения цыплят происходило повышение включения ^{14}C-глицина в белки печени всех опытных групп в 1,2—1,6 раза по сравнению

контролем ($P < 0{,}05$). Максимальная активация синтеза белка в печени обнаружена на 4-й и 6-й дни после заражения цыплят раздельно *E. tenella*, *E. acervulina*, *E. maxima* и смесью ооцист из трех видов кокцидий. Наибольшие изменения в интенсивности синтеза белков печени выявлены при заражении цыплят *E. tenella*, *E. acervulina* и, особенно, при смешанной инвазии. Активацию биосинтеза белков в печени у больных цыплят можно представить как компенсаторную белковообразовательную функцию печени на фоне уменьшения альбуминов в крови. Понижение содержания альбуминов в сыворотке крови у инвазированных цыплят *E. tenella* установили Мартинович, Сеннов (Martinowicz, Seniov, 1956, 1957), Мачинский, Орехов (1968), Халиков (1968, 1973), Муккор, Брадлей (Mukkur, Bredley, 1969), Ю. Ю. Парре, В. Кальюранд (1970), М. А. Суйгуссар, Ю. Ю. Парре (1973). М. А. Мусаев, Я. Я. Елчиев (1970) обнаружили уменьшение содержания альбуминов в крови цыплят при заражении *E. tenella* и *E. mitis*. М. А. Мусаев, А. М. Суркова (1970, 1971, 1972) выявили уменьшение количества общего, остаточного и белкового азота в печени цыплят при кокцидиозах, вызванных *E. tenella* и *E. mitis*. Многочисленными исследованиями установлено, что в печени синтезируются альбумины, протромбин, фибриноген, часть глобулинов и поставляются в кровь. Известно также, что белки плазмы крови находятся в динамическом равновесии с белками печени. При гипопротеинемии печень мобилизует в кровь прежде всего альбумины для поддержания онкотического давления. Нами (Г А. Михайлов, А. Е. Хованских, 1974; А. Е. Хованских, Н. А. Кузнецова, 1975; А. Е. Хованских, 1977; А. Е. Хованских и соавторы, 1975, 1977) и А. В. Аверьяновым и соавторами (1978) установлена стимуляция синтеза тотальных, ядерных, митохондриальных и рибосомных белков печени, а также альбуминов у цыплят, инвазированных *E. tenella*. Повышение интенсивности белкового синтеза в печени происходит, по-видимому, за счет использования белковых резервов и реутилизации аминокислот. Таким образом, полученные данные показывают, что при «клиническом кокцидиозе» цыплят аппарат биосинтеза белков в печени не нарушается, а наоборот, его функциональная деятельность усиливается. При заражении цыплят раздельно *E. tenella*, *E. acervulina*, *E. maxima* и смесью из трех видов кокцидий установлено повышение включения ^{14}C-глицина в белки поджелудочной железы на 2-, 4-, 6- и 10-й дни инвазии в 1,2—1,8 раза ($P < 0{,}05$). Максимальная стимуляция синтеза белка в поджелудочной железе обнаружена на 4-, 6-й дни после заражения цыплят раздельно *E. tenella*, *E. acervulina*, *E. maxima* и смесью ооцист кокцидий, состоящей из трех указанных видов. Более глубокие изменения в белковом синтезе выявлены при инвазировани ицыплят *E. tenella*, *E. acervulina* и смешанном кокцидиозе. На 15-й день после заражения цыплят различия в синтезе белков в поджелудочной железе носили недостоверный характер ($P > 0{,}05$). Нами (А. Е. Хованских, Н. А. Кузнецова, 1975) обнаружена активация синтеза белков в поджелудочной железе у цыплят при кокцидиозе, вызванном *E. tenella*. Высокую удельную радиоактивность белков поджелудочной железы у цыплят при кокцидиозах, вероятно, можно объяснить активацией синтеза пищеварительных ферментов поджелудочной железы (трипсиногена, эрипсина, липазы и амилазы). Полученные данные показывают, что поджелудочная железа вовлекается в круг патологических процессов при заражении цыплят разными видами кокцидий и при их локализации как в тонком, так и в толстом отделах кишечника. Активацию синтеза белков в поджелудочной железе следует рассматривать как компенсаторное приспособление организма цыплят в процессе их переболевания кокцидиозом.

Значительный интерес представляют результаты исследований по изучению биосинтеза белков в тимусе, фабрициевой сумке и селезенке.

Эти органы играют важную роль в иммунологических реакциях у птиц. На второй день с начала опыта обнаружено увеличение включения меченой аминокислоты ^{14}C-глицина в белки тимуса в 1,3—1,5 раза ($P < 0,05$) при заражении цыплят как раздельно *E. tenella*, *E. acervulina*, *E. maxima*, так и смесью ооцист из трех видов кокцидий. На 4-, 6- и 10-й дни после инвазирования цыплят E. tenella и смесью ооцист из трех видов кокцидий обнаружено ингибирование синтеза белков в тимусе на 23,0—51.4% по сравнению с контролем ($P < 0,05$). Максимальное угнетение синтеза белка в тимусе выявлено на 6-й день после заражения цыплят, т. е. в острый период кокцидийной инвазии. Наибольшие изменения в биосинтезе белков отмечены в это же время при смешанном кокцидиозе. В группе же цыплят, зараженных только *E. acervulina* и *E. maxima*, установлена активация синтеза белков в тимусе в 1,2—1,3 раза не только на 1-й день, а и на 4-й и 6-й дни инвазии. На 10-й и 15-й дни после заражения цыплят этими видами кокцидий различий в скорости синтеза белков в тимусе не обнаружено. Изучение скорости синтеза белков в фабрициевой смуке цыплят, зараженных разными видами кокцидий, и при смешанной инвазии показало, что в процессе переболевания цыплят кокцидиозом интенсивность синтеза белка изменяется. Так, на второй день после заражения цыплят всеми видами кокцидий отмечено повышение интенсивности синтеза белка в фабрициевой сумке в 1,2—1,4 раза ($P < 0,05$). На 4-, 6- и 10-й дни после инвазирования цыплят *E. tenella* и смесью ооцист из трех видов кокцидий установлено угнетение биосинтеза белка в фабрициевой сумке на 24,1—55,3% по сравнению с контролем ($P < 0,05$). Максимальное ингибирование синтеза белка в фабрициевой сумке обнаружено на 6-й день опыта. При заражении цыплят *E. acervulina* и *E. maxima* на 4-й и 6-й дни, как и на второй день, происходило увеличение скорости включения ^{14}C-глицина в белок фабрициевой сумки в 1,2—1,3 раза ($P < 0,05$). На 10- и 15-й дни опыта изменений в биосинтезе белка в фабрициевой сумке не обнаружено. Полученные данные показывают, что у цыплят, зараженных *E. tenella* и смесью ооцист, состоящей из трех видов кокцидий, на второй день инвазии происходит стимуляция синтеза белка в тимусе и фабрициевой сумке, а затем на 4- и 6-й дни наблюдалось угнетение белкового синтеза в этих органах. Виско (Visco, 1973) обнаружил, что кокцидиоз цыплят, вызванный *E. tenella*, приводит к уменьшению веса фабрициевой сумки по сравнению с контролем в два раза.

Таким образом, нами выявлено, что кокцидиоз цыплят, вызванный *E. tenella* и смесью ооцист кокцидий *E. tenella*, *E. acervulina* и *E. maxima*, приводит к угнетению биосинтеза белков в тимусе и фабрициевой сумке в острый период кокцидийной инвазии. Наибольшее ингибирование биосинтеза белков в этих органах происходит при заражении цыплят тремя видами кокцидий.

Изучение интенсивности синтеза белков в селезенке у цыплят, инвазированных разными видами кокцидий и смесью *E. tenella*, *E. acervulina*, *E. maxima*, показало, что со 2-го по 15-й дни опыта во всех группах происходила стимуляция синтеза белка в 1,3—1,9 раза ($P < 0.05$). Максимальная активация синтеза белка в селезенке установлена на 4-й день инвазии, в период образования шизонтов и мерозоитов второй генерации. Интенсивность синтеза белка в селезенке при заражении цыплят *E. tenella* и *E. maxima* была несколько выше по сравнению с заражением их *E. acervulina*. Наиболее же активный синтез белка в селезенке цыплят происходит при смешанной инвазии тремя видами кокцидий.

Из исследований Бургоиса, Парафа (Bourgois, Paraf, 1966), Носсела (Nossal, 1973), Янга, Гуда (Young, Good, 1973) и других авторов известно, что селезенка у цыплят является основным антителообразующим ор-

ганом. Обнаружено, что дифференцировка больших лимфоцитов и плазматических клеток в организме птиц происходит под контролем фабрициевой сумки. Обе эти популяции клеток обнаруживаются в зародышевых центрах селезенки иммунизированных птиц. Г. А. Гурвич, Г. В. Шумаков (1960), А. Е. Гурвич, Р. С. Незлин (1965), Меллорс (Mellors, 1966), Л. Н. Фонталин (1967), Р. С. Незлин (1971) показали, что цитоплазматические клетки и лимфоциты являются основным местом синтеза специфических и неспецифических иммуноглобулинов. Установленная нами активация биосинтеза белка у цыплят, инвазированных разными видами кокцидий, указывает на важную роль гуморального фактора в образовании иммунитета при кокцидиозах. Наибольшая стимуляция синтеза белка в селезенке на 4-й день инвазии (в период шизогонии) свидетельствует о высокой иммуногенности шизонтов второй генерации. Хортон-Смит (Horton-Smith, 1963), Роуз (Rose, 1963), Шолтизек (Scholtyseck, 1963), Роуз, Хескет (Rose, Hesketh, 1976) обнаружили, что в процессе роста и развития паразита изменяются его антигенные свойства на различных стадиях эндогенного развития. Они утверждают, что за образование иммунитета ответственны первая и вторая агамные генерации кокцидий. Установленная нами стимуляция биосинтеза белка в селезенке на 4-й день инвазии (в период шизогонии) свидевидами кокцидий, а также при смешанной инвазии свидетельствует о важной роли гуморального фактора в образовании иммунитета при кокцидиозах. Стимуляцию синтеза белка в тимусе, вероятно, можно объяснить пролиферацией клеток в связи с усиленным образованием в нем тимозина. Янг, Гуд (Yong, Good, 1973), Нозель (Nossal, 1973), Эузеби (Euzebi, 1973) указывают, что подобно тому, как фабрициева сумка и селезенка у птиц играют главную роль в формировании гуморального иммунитета, так тимус несет основную ответственность за создание клеточного иммунитета.

Таким образом, наши экспериментальные исследования свидетельствуют о стимуляции клеточных и гуморальных механизмов иммуногенеза при кокцидиозах кур. Однако выявлено, что в острый период кокцидийной инвазии (*E. tenella*) происходит подавление биосинтеза белка в тимусе и фабрициевой сумке. В процессе выздоровления (к 15 дню после заражения цыплят кокцидиями) синтез белков в этих органах восстанавливается до физиологической нормы. Механизм угнетения функции тимуса и фабрициевой сумки у цыплят при кокцидиозах до сих пор не расшифрован. Однако известно, что в развитии патогенного эффекта под воздействием паразитов ведущее значение имеет вирулентность самого паразита. Токсины у кокцидий вида E. tenella обнаружили Бурнс, Чаллей (Burns, Challei, 1959, 1965). Данных о наличии токсинов у других видов кокцидий в литературе нет.

Теперь остановимся на результатах по изучению интенсивности биосинтеза белка в различных отделах кишечника цыплят при кокцидиозах. Заражение цыплят *E. acervulina* и *E. maxima*, а также смесью ооцист из трех видов кокцидий приводит к увеличению синтеза белка в двенадцатиперстной кишке на 2-, 4-, 6- и 10-й дни инвазии в 1,3—2,0 раза ($P < 0,05$). Максимальная стимуляция синтеза белка в двенадцатиперстной кишке отмечена на 4-й день инвазии. Наиболее интенсивный синтез белка в этом отделе кишечника отмечен при смешанном кокцидиозе. При кокцидиозе цыплят *E. acervulina*, *E. maxima* и смешанной инвазии установлено повышение включения ^{14}C-глицина в белки тощей кишки на 2-, 4-, 6- и 10-й дни после заражения в 1,3—2,1 раза ($P < 0,05$). Повышенное включение меченой аминокислоты в белки тощей кишки отмечены на 4-й день опыта. Наиболее интенсивный синтез белка в тощей кишке установлен при смешанном заражении цыплят тремя видами кокцидий. Стимуляцию синтеза белка в подвздошной кишке обнаружили на 2-, 4-, 6- и 10-й дни инвазии *E. acervulina*,

E. maxima и смесью трех видов ооцист. Максимум включения меченого предшественника в белки подвздошной кишки отмечен на 4-й день после заражения цыплят одновременно всеми тремя видами кокцидий. При заражении цыплят *E. tenella* изменений в синтезе белка в тонком отделе кишечника не обнаружено. Заражение цыплят *E. tenella* и смесью ооцист *E. tenella*, *E. acervulna*, *E. maxima* вызывает усиленную стимуляцию синтеза белка в слепых отростках кишечника на 2-, 4-, 6- и 10-й дни инвазии в 1,3—2,0 раза ($P < 0{,}05$). Максимальная активация синтеза белка в слепых отростках кишечника установлена на 4-й день инвазии. Повышенное включение ^{14}С-глицина в белки слепых отростков кишечника обнаружено при смешанном кокцидиозе. При заражении цыплят *E. acervulina* и *E. maxima* различий в синтезе белка в слепых отростках кишечника не обнаружено. Максимальная стимуляция синтеза белка в местах локализации, роста и развития кокцидий *E. acervulina*, *E. tenella*, *E. maxima* приходится на четвертый день инвазии, в период образования шизонтов и мерозоитов второй генерации. Нами (А. Е. Хованских, Г А. Михайлов, 1976) установлено, что заражение цыплят *E. tenella* вызывает активацию синтеза ДНК, РНК и белка в слепых отростках кишечника на 2-, 4-, 6- и 10-е сутки инвазии. Максимальная активация синтеза указанных макромолекул в зараженных слепых отростках хозяина обнаружена на 4-й день инвазии, в период второй агамной генерации.

Многие исследователи показали, что зараженная клетка хозяина при внутриклеточном паразитизме изменяется не только морфологически, но и перестраивает свой метаболизм. Так, Шолтизек (Scholtyseck, 1963, 1968), Гилл, Рей (Gill, Ray, 1957), Патилло (Pattillo, 1959), Лонг (Long, 1973), Гаммонд (Hammond, 1973) наблюдали гипертрофию зараженной кокцидиями клетки хозяина. Fletcher, Maegrait (1962), Т. В. Бейер, Н. В. Сидоренко (1973) установили, что в зараженной клетке резко активируется окислительный обмен. Гипертрофию ядер клеток слепых отростков кишечника цыплена при развитии в них шизонтов второй генерации *E. tenella* обнаружили Т. В. Бейер и Т. А. Шибалова (1974). Броунинг и соавторы (Browning et al., 1976) обнаружили активацию синтеза ДНК в зараженной культуре клеток *E. tenella*. Автор высказывает предположение, что стимуляция синтеза ДНК обусловлена какой-то субстанцией, выделяемой паразитом в окружающую среду.

Таким образом, при внутриклеточном паразитизме в местах развития и размножения кокцидий *E. tenella*, *E. acervulina* и *E. maxima* существенно активируется метаболизм белка. Эти исследования и рассмотренные выше литературные данные дают основание предположить, что паразит способен стимулировать у хозяина дополнительный синтез ДНК, РНК и белка и других веществ, тем самым изменяет метаболизм клетки хозяина в сторону создания благоприятной окружающей среды для своего роста и развития. В то же время усиление синтеза ДНК, РНК и белка в кишечнике хозяина может способствовать повышению устойчивости пораженных клеток и служить серьезным препятствием для развития кокцидий.

Эдгар (Edgar, 1964) считает, что в клетках тканей в местах локализации кокцидий происходят какие-то иммунохимические перестройки. Хорст, Ковенховен (Horst, Kouwenhoven 1973) установили, что после повторного заражения цыплят кокцидиями *E. acervulina* внутри просвета кишечника скапливается эпителий, с которым отчленяется огромное количество спорозоитов. Авторы установили, что после реинвазии в местах скопления паразитов образуется много молочной кислоты и предполагают, что она способствует отторжению эпителаильных клеток кишечника. Прямых доказательств наличия какого-то иммунного механизма внутри клеток эпителия кишечника никем не проведено. Этот

вопрос требует дальнейшего изучения и разрешения. Работы В. Я. Александрова (1965), А. Д. Харазовой (1974) и других исследователей показали, что активация метаболизма нуклеиновых кислот и белка в клетке повышает ее устойчивость к различным вредным воздействиям инфекционного и неинфекционного характера.

Таким образом, результаты исследований свидетельствуют о том, что кокцидиозы цыплят сопровождаются глубокими изменениями в метаболизме органных белков. Степень интенсивности биосинтеза белков в органах и тканях различна и зависит от вида кокцидий, применяемых для заражения, и стадии заболевания. Наибольшие сдвиги в обмене белков у цыплят выявлены на 4- и 6-е сутки при заражении их различными видами кокцидий и, особенно, при смешанном кокцидиозе.

В процессе переболевания цыплят кокцидиозами, вызванными *E. tenella*, *E. acervulina* и *E. maxima*, обнаружены изменения в скорости синтеза альбуминов и иммуноглобулинов (IgM и IgG).

Установлено повышение включения ^{14}C-глицина в альбумины на 4-, 6- и 10-й дни после заражения *E. tenella*, *E. acervulina*, *E. maxima* в 1,3—1,8 раза ($P < 0,05$). Наибольшая стимуляция синтеза альбуминов выявлена в разгар кокцидиозной инвазии у цыплят, зараженных *E. acervulina* и одновременно тремя видами кокцидий.

Изучение скорости синтеза плазменных IgM и IgG показало, что на 2-, 4-, 6-, 10- и 15-й дни после инвазирования цыплят *E. tenella*, *E. acervulina* и *E. maxima* происходило повышение содержания IgM и скорости включения в них ^{14}C-глицина в 1,3—1,5 раза ($P < 0,05$). Увеличение количества IgG и интенсивности включения в них меченой аминокислоты обнаружено на 4-, 6-, 10- и 15-й дни после заражения в 1,3—1,6 раза ($P < 0,05$).

Результаты исследований свидетельствуют о том, что под воздействием кокцидий и продуктов их жизнедеятельности в организме цыплят происходит стимуляция синтеза защитных белков, играющих важную роль в приобретении устойчивости кур к заболеванию. Следует особо подчеркнуть, что синтез IgM и IgG при кокцидиозах осуществляется в течение всего периода инвазии, а концентрация меченых иммуноглобулинов остается увеличенной и в постпатентный период. Увеличение синтеза IgM и IgG следует рассматривать как балгоприятный прогностический признак, характеризующий повышение иммунобиологической реактивности организма в ответ на заражение.

Установлено, что кокцидиоз цыплят, вызванный *E. tenella*, приводит к понижению содержания пропердина в плазме крови на 2-, 4- и 6-й дни инвазии соответственно в 1,6—2,7 и 1,3 раза ($P < 0,05$). При заражении цыплят *E. acervulina* обнаружено уменьшение количества пропердина на 2-, 4-, 6-, 10- и 15-й дни инвазии соответственно в 1,7; 8,6; 1,7; 1,5; 1,4 раза ($P < 0,05$). У зараженных цыплят *E. maxima* выявлено понижение содержания пропердина на 2-, 4- и 6-й дни инвазии в 1,6; 2,5; 1,6 раза ($P < 0,05$). На 10 и 15 сутки переболевания цыплят содержание пропердина в плазме крови достигает физиологической нормы. При заражении цыплят смесью ооцист трех видов кокцидий установлено уменьшение количества пропердина на 2-, 4-, 6- и 15-й дни инвазии соответственно в 2,2; 8,6; 2,0; 1,5 и 1,5 раза ($P < 0,05$). Наибольшее уменьшение количества пропердина в процессе кокцидийной инвазии происходило на 4-й день после заражения цыплят *E. tenella*, *E. acervulina*, *E. maxima*. Более глубокие и продокжительные изменения в содержании пропердина отмечены у цыплят, зараженных *E. acervulina* и смесью ооцист *E. tenella*, *E. acervulina* и *E. maxima*.

Результаты опытов по динамике активности лизоцима плазмы крови показали, что на 2-й день после заражения цыплят раздельно *E. tenella*, *E. acervulina*, *E. maxima*, а также смесью, состоящей из трех видов кокцидий, изменений в содержании лизоцима не наблюдается. Инвазия

цыплят *E. tenella* вызывает уменьшение содержания лизоцима на 4-й и 6-й дни заболевания в 1,3 раза ($P < 0{,}05$). На 10 и 15 сутки переболевания цыплят уровень лизоцима плазмы крови достигает физиологической нормы. При заражении цыплят *E. acervulina* происходит понижение активности лизоцима на 4-й, 6-й, 10- и 15-й дни инвазии соответственно в 2,0; 1,4; 1,5; 1,2 раза ($P < 0{,}05$). Заражение цыплят *E. maxima* не вызывало отклонений в содержании лизоцима плазмы крови от физиологической нормы. Инвазия цыплят смесью ооцист *E. tenella*, *E. acervulina*, *E. maxima* приводит к понижению активности лизоцима на 4-, 6-, 10- и 15-й дни инвазии соответственно в 2,9; 2,0; 1,5 и 1,2 раза ($P < 0{,}05$). Наибольшие изменения в содержании лизоцима в процессе инвазии отмечены на 4-й день после заражения цыплят *E. tenella* и *E. acervulina*. Более глубокие и длительные изменения в активности лизоцима обнаружены у цыплят, зараженных *E. acervulina* и смесью ооцист *E. tenella*, *E. acervulina* и *E. maxima*.

Уменьшение содержания пропердина и лизоцима в плазме крови цыплят при кокцидиозах свидетельствует о понижении показателей естественной резистентности организма. Сопоставление приведенных данных свидетельствует о том, что влияние различных видов кокцидий на физиологическую резистентность организма неодинаково. Наибольшие изменения в содержании белков, ответственных за неспецифическую резистентность организма, обнаружены у зараженных цыплят *E. acervulina* и смесью ооцист кокцидий *E. tenella*, *E. acervulina* и *E. maxima*.

Выводы

1. *Eimeria tenella* в процессе внутриклеточного паразитизма избирательно ассимилируют предшественники нуклеиновых кислот из клетки хозяина. Включение меченых ^{3}H- и ^{14}C-аденина, гуанина, аденозина, гуанозина, цитозина, урацила, цитидина, уридина в нуклеиновые кислоты кокцидий свидетельствует об использовании паразитом этих метаболитов из организма хозяина в готовом виде. Отсутствие включения ^{3}H- и ^{14}C-тимина и тимидина в ДНК кокцидий и активное усвоение ими ^{14}C-оротовой кислоты дает основание полагать о синтезе паразитом тимина и тимидина de novo.

2. *E. tenella* избирательно ассимилируют аминокислоты хозяина. Интенсивное усвоение кокцидиями ^{14}C-лизина, ^{14}C-фенилаланина, ^{14}C-глицина, ^{35}S-метионина из среды обитания связано с тем, что эти аминокислоты являются, очевидно, незаменимыми для паразита. Установлена прямая корреляция между содержанием лизина и глицина в белках ооцист *E. tenella* и усвоением этих аминокислот паразитом из организма хозяина.

3. Обнаружено, что *E. tenella* используют ^{59}Fe и ^{65}Zn из организма хозяина. Более интенсивно кокцидии усваивают железо по сравнению с цинком. Различия в ассимиляции микроэлементов кокцидиями, по-видимому, связаны с различной их потребностью в процессе синтеза металлоферментов, включающих эти биогенные элементы.

4. Паразитированные *E. acervulina* и *E. maxima* приводит к стимуляции синтеза ДНК, РНК и белка в печени, поджелудочной железе, клетках тонкого отдела кишечника, тимусе, фабрициевой сумке, селезенке, IgM и IgG плазмы крови. Активация белоксинтезирующего аппарата печени, поджелудочной железы и клеток кишечника является показателем компенсаторной функции этих органов и тканей. Интенсификация скорости синтеза ДНК, РНК, белка в органах и тканях иммунной системы, а также IgM и IgG плазмы крови свидетельствует о стимуляции клеточных и гуморальных механизмов иммуногенеза в организме хозяина при кокцидиозах,

5. Под влиянием *E. tenella* в начальный период инвазии установлена также стимуляция синтеза ДНК, РНК и белка в органах и тканях хозяина. Однако на четвертый и шестной дни после заражения (в острый период кокцидийной инвазии) обнаружено угнетение скорости синтеза ДНК, РНК и белка в центральных органах иммунной системы — тимусе и фабрициевой сумке.

6. Заражение цыплят *E. maxima* приводит к уменьшению содержания пропердина, а *E. tenella* и *E. acervulina* вызывает уменьшение активности лизоцима и содержания пропердина в плазме крови цыплят, что свидетельствует о понижении показателей естественной резистентности организма хозяина.

ЛИТЕРАТУРА

Аверьянов А. В., Михайлов Г А., Зеров Ю. П., Хованских А. Е. Биосинтез РНК и регуляция биосинтеза белков в печени цыплят при экспериментальном кокцидиозе. — Молекулярная биология, т. 12, вып. 3, с. 646—653.

Александров В. Я. Проблема регуляции в цитохимии. 3. Реактивное повышение устойчивости клеток к действию повреждающих агентов. — Цитология, 1965, т. 7, вып. 4, с. 446—457.

Бейер Т. В., Сидоренко Н. В. Цитохимическое исследование гемогрегарин из рептилий Армении. III. Активность дегидрогеназ гемогрегарин из периферической крови скальных ящериц и в зараженных эритроцитах. — Цитология, 1973, т. 15, вып. 5, с. 598—606.

Бейер Т. В., Шибалова Т. А. Увеличение количества ДНК в ядрах клеток слепых отростков кишечника при развитии в них шизонтов второй генерации. — Паразитология, 1974, т. 8, вып. 5, с. 449—455.

Гурвич Г А., Шумаков Г В. Иммунологическая активность лимфоидных органов и общие закономерности иммуногенеза. — Вест. АМН СССР, 1960, вып. 1, с. 57—67.

Гурвич А. Е., Незлин Р. С. ДНК и биосинтез антител и гамма-глобулинов. — Усп. биол. химии, 1965, вып. 7, с. 58—54.

Каграманова К. А. Методы определения активности лизоцима. — Научн. тр. центрального института усовершенствования врачей, 1963, № 3, с. 197—201.

Мачинский А. П., Орехов В. С. Динамика общего белка и белковых фракций сыворотки крови цыплят при экспериментальном кокцидиозе. — Уч. зап. Мордовского гос. унив., 1968, т. 75, вып. 1, с. 68—83.

Михайлов Г А., Хованских А. Е., Кузнецова Н. А. Белковообразовательная функция печени у цыплят при кокцидиозе. — Материалы 3-го Всесоюзного биохимического съезда, Рига, 1974, т. 2, с. 219.

Мусаев М. А., Елчиев Я. Я. Изменение белкового состава сыворотки крови цыплят при экспериментальных кокцидиозах (E. tenella, E. mitis) — Паразитология, 1970, т. 4, вып. 5, с. 494—500.

(Мусаев М. А., Суркова А. М.) Musaev M. A., Surkova A. M. Some indication of the nitrogen metabolism in the liver of chickens under experimental coccidiosis. — Proc. Second. Internat. Congr. of Parasitol., Washington, 1970, V. 2, p. 451—452.

Незлин Р. С. Современное представление о синтезе антител. — Ж. мед. эпидем. иммунологии, 1971, вып. 4, с. 44—49.

Парре Ю. Ю., Кальюранд В. Белки и белковые фракции сыворотки крови при цекальном кокцидиозе у неиммунизированных и иммунизированных цыплят. — Сб. научн. тр., ЭСХА, 1970, т. 70, с. 112—114.

Суйгусаар М. А., Парре Ю. Ю. Изменение белкового состава сыворотки крови при цекальном кокцидиозе цыплят. — Сб. научн. тр. ЭСХА, 1973, т. 84, с. 68—79.

Суркова А. М. Изменение количества аминного азота в печени цыплят при экспериментальном кокцидиозе. — Изв. АН АЗСССР, 1971, сер. биол. вып. 1, с. 102—106.

Суркова А. М. Изменение содержания общего, остаточного и белкового азота в печени цыплят при экспериментальном кокцидиозе. — Паразитология, 1972, т. 6, вып. 2, с. 171—176.

Фонталин Л. Н. Иммунологическая реактивность лимфоидных органов и клеток. Изд. «Медицина», Л., 1967, с. 1—240.

Халиков Ф. Р. Динамика общего белка и белковых фракций сыворотки крови при кокцидиозе цыплят. — Материалы 43-й научн. конфер. аспирантов и студентов Московской вет. академии, 1968, с. 72—74.

Халиков Ф. Р. Белки и белковые фракции сыворотки крови при кокцидиозе цыплят. — Тр. УзНИВИ, 1973, т. 20, с. 191—192.

Харазова А. Д. Исследование изменений синтеза белка и РНК при реакции клеток на внешнее воздействие. Автореф. канд. дисс., Л., 1974, с. 1—24.

Хованских А. Е. Использование кокцидиями Eimeria tenella некоторых аминокислот из клетки хозяина для синтеза своих белков. — Паразитология, 1974, т. 8, вып. 4, с. 456—459.
Хованских А. Е., Кузнецова Н. А. Интенсивность включения ^{14}С-глицина в белки различных органов цыплят при кокцидиозе, вызванном Eimeria tenella. — Паразитология, 1975, т. 9, вып. 1, с. 77—81.
Хованских А. Е. Михайлов Г А., Кузнецова Н. А. Биосинтез сывороточного альбумина у цыплят при экспериментальном кокцидизое, вызванном Eimeria tenella. — Тр. Новосиб. СХИ, 1975, т. 87, с. 169—172.
Хованских А. Е., Михайлов Г А. Синтез нуклеиновых кислот и белка в слепых отростках кишечника цыплят, инвазированных Eimeria tenella. — Паразитология, 1976, т. 10, вып. 6, с. 554—556.
Хованских А. Е., Крылов М. В. Усвоение кокцидиями Eimeria tenella железа и цинка из организма хозяина. Тр. Новосибирского СХИ, 1976, т. 95, с. 90—91.
Хованских А. Е., Крылов М. В., Михайлов Г А., Мишин В. С., Крылова Н. П. Киндрас Н. А. Синтез нуклеиновых кислот и белков в организме цыплят, инвазированных разными видами Eimeria. — Паразитология, 1977, т. 11, вып. 4, с. 353—360.
Хованских А. Е. Биохимические особенности патогенеза у цыплят при кокцидиозах. — Сельскохозяйственная биол., 1977, т. 12, вып. 2, с. 245—250.
Цанев Р. Г., Марков Г Г К вопросу о количественном спектрофотометрическом определении нуклеиновой кислоты. Биохимия, 1960, т. 25, стр. 151—156.
Bourgois A., Paraf, A. Étude cinetique de la reaction immunitaire chez la souris par la technique d'hemolyse en cellulose. — Ann. Inst. Pasteur, 1966, v. 110, Suppl., №3. p. 33—48.
Browning R. F., Patton W. H., Lytle C. F. Eimeria tennela: stimulation of DNA synthesis in infected cultured animal cells. — Exp. Parasitol., 1976, v. 39, № 2, p. 195—203.
Burns W. S., Challey J. R. Resistance of birds to challenge with Eimeria tenella. Exp. Parasitol., 1959, v. 8, p. 515—526.
Burns W. S., Challei J. R. Serum lisins in chickens infected with Eimeria tenella. — J. Parasitol., 1965, v. 51, p. 660—668.
Edgar S. A. Stable coccidiosis immunisation. — Auburn Research Foundation Nat. USA, 1964, p. 167—178.
Euzeby J. Immunologia delle coccidiosi del pollo. — G. Allevatori, 1973, t. 23, p. 19—27.
Fletcher K. A., Maegraith B. G. Glucose-6-phosphate and 6-phosphogluconate dehydrogenase activities in erythrocytes of monkeys infected with Plasmodium knowlesi. — Nature, 1962, v. 196, p. 1316—1318.
Gill B. S., Ray H. N. Life-cycle and cytology of Eimeria tenella Railliett and Lucet, 1891 (Protozoa, Sporozoa), with notes on symptomatology and pathology of the infection. — Proc. Zool. Soc. Calcutta, 1957, Mookerjee Memor, v. 357, p. 383—390.
Gutteridge W. E. Trigg P. I. Incorporation of radioactive precursors into the DNA and RNA of Plasmodium knowlesi in vitro. — J. Protozool., 1970, v. 17, p. 89—96.
Hammond D. M. Interrelation between coccidia and their host cells. — Progress in protozoology, Clermont-Ferrand, 1973, p. 171—178.
Horton-Smith C. C. Immunity to avian coccidiosis. — Brit. J. Veterin., 1963, v. 119, № 3, p. 99—106.
Horst van der C., Kouwenhoven B. Biochemical investigation with regard to infection and immunity of Eimeria acervulina in the fowl. — Z. Parsitenk, 1973, № I, 23—38.
Long L. P. Pathology and pathogenicity of coccidian infections. In: The Coccidia, Baltimore, London, 1973, p. 253—294.
Lowry O. H., Rosenbrough N. J., Farr A. L., Randall R. J. Protein measurement with the Folin phend reagent. — J. Biol. Chem., 1951, v. 193, p. 265—267
Martynowicz T., Seniov A. Protein spectre in the course og E. tenella superinvasion in chickens. — Zool. Polon., 1956, v. 7, № 2, p. 209—217.
Martynowicz T., Seniov A. Protein spectre of chickens in the course of E. tenella experimental invasion. — Zool. Polon., 1957, v. 7, p. 455—464.
Mayberry L. E., Marquardt A., Müller B. E. G. Quantitative autoradiography of RNA-DNA precursor incorporation by Eimeria nieschulzi and host cells. — Abstr. III Intern. congr. parasitol., Munich, 1974, p. 1465—1466.
Mellors R. C. Immunocytes and immunoglobulins. — Blood, 1966, v. 27, p. 6—12.
Morgan K. Nuclear activity in Sporozoa. Doctoral thesis, Univ., London, England, 1973.
Morgan K., Cannig E. Incorporation of ^{3}H-timidine and ^{3}H-adenosine by Eimeria tenella grown in chick embryos. — J. Parasitol., 1974, v. 60, № 2, p. 364—367.
Mukkur M. K., Bredley R. S. Eimeria tenella packed blood cell volume hemoglobulin and serum proteins of chickens correlated with the immune state. — Exp. Parasitol., 1969, v. 26, № 1, p. 1—16.
Ouellette C. A., Strout R. C., Mc. Dougald L. R. Incorporation of radioactive

pyrimidine nucleosides into DNA and RNA of Eimeria tenella (Caccidia) cultured in vitro. — J. Protozool., 1973, v. 20, p. 150—153.
Pattillo W. H. Invasion of the cecal mucosa of chicken by sporozoites of Eimeria tenella. — J. Parasitol., 1959, v. 45, p. 253—258.
Perrotto J., Keister D. B., Celderman A. H. Incorporation of precursors into Toxoplasma DNA. — Protozool., 1971, v. 18, p. 470—473.
Pfordte K. Die Mikroskopische Methode für Bestimmung des Properdines. — Ges. Exp. Med., 1966, Bd. 140, S. 5294—5298.
Roberts W. L., Elsner Y. Y., Shigematsu A., Hammond D. M. Lack of incorporation of H^3-thymidine into Eimeria callospermophili in cell cultures. — J. Parasitol., 1970, v. 56, p. 833—834.
Rose M. E. Some aspects of immunity to Eimeria infections. Ann. N. Y. Acad. Sci., 1963, № 1, p. 383—399.
Rose M. E., Hesketh P Immunity to coccidiosis: stages of the lifecycle of Eimeria maxima which inducte, and are affected by, the response of the host. Parasitol., 1976, v. 73, p. 25—37.
Scholtyseck E. Elektronenmikroskopische Untersuchungen über die Wechselwirkung zwischen dem Zellparasiten Eimeria perforans und seiner Wirtzelle Z. Zellforsch., 1963, Bd. 61, S. 220—230.
Scholtyseck E. Neue Einblicke in die Parasit-Wirt-Beziehungen mit Hilfe der Elektronenmikroskopie. Z. Parasitenk., 1968, Bd. 31, S. 67—84.
Schmidt G., Thannhauser S. S. A method for the determination of DNA, RNA and phosphoproteins in animal tissues. J. Biol. Chem., 1945, v. 161, p. 83—87.
Visco R. The effect of Eimeria tenella infection and testosterone treatment on the weight of the bursa of fabricius in young chickens. Poultry Sci., 1973, v. 53, №3, p. 1034—1042.
Yong S. C., Good R. A. Biosynthesis and secretion of antibody by chicken lymphoid cell. J. Immunol., 1973, v. 110, №6, p. 1485—1491.

ЭВОЛЮЦИЯ МИКРОСОСПОРИДИЙ

З. С. Донец

Изучение спор миксоспоридий в функционально-морфологическом аспекте позволяет увязать те или иные морфологические особенности споры с экологией самого паразита. Становятся понятными причины паразитирования различных видов миксоспоридий в определенных видах хозяев, наличия их в пределах тех или иных акваторий или отдельных участков последних. Более или менее четко прослеживается зависимость зараженности рыб от различных экологических факторов, равно как и от особенностей биологии самих хозяев. Наряду с этим появляется возможность восстановления исторических путей формирования фауны миксоспоридий. Однако решение данной задачи для паразитических организмов чрезвычайно затруднено. Хотя морфо-физиологический и экологический анализ позволяет более или менее четко воссоздать направление эволюции и родственные взаимоотношения и у паразитических животных, расположение филогенетических схем во времени и привязка их к определенным этапам геологического прошлого нашей планеты наталкивается на труднопреодолимые препятствия. Они связаны с полным отсутствием палеонтологического материала, вследствие чего паразитологам приходится пользоваться косвенными данными.

Поскольку в некоторых случаях наблюдается филогенетический параллелизм в эволюции паразитов и их хозяев, многие авторы успешно используют палеонтологический материал по хозяевам для определения времени отдельных этапов эволюции их паразитов. Такого рода исследования провели на нематодах рода *Oesophagostomum*, паразитирующих на человеке и обезьянах, на вшах с этих же хозяев, (Braun, 1925; Ferris, 1932) на желудочных оводах хоботных и непарнокопытных (Рубцов, 1939, 1940). Блестящий пример использования эволюции хозяев для расположения во времени филогении и отдельных этапов усложнения организации их паразитов дают работы В. А. Догеля (1946, 1947) над сем. Ophryoscolecidae из желудка жвачных. Наконец, в отношении паразитов рыб этот метод успешно применил Б. Е. Быховский (1957) для установления прохождения во времени эволюции Monogenoidea. Все эти примеры, однако, касаются узко специфичных паразитов, строго приуроченных к своим хозяевам. Четко выраженный филогенетический параллелизм эволюции паразита и хозяина во всех этих случаях облегчает задачу изучения истории паразита.

Что касается миксоспоридий, то изучение их эволюции во времени еще более затруднено, поскольку эти паразиты в большинстве своем имеют широкий круг хозяев, к которому они обычно не очень строго приурочены (Шульман, 1966). Тем не менее и здесь мы можем найти выход из положения путем сопоставления ряда косвенных данных как по самим миксоспоридиям (сравнительная и функциональная морфология, распределение по рыбам и акваториям и пр.), так и по их хозяевам (морфология, физиология, экология и история). Первая попытка в этом направлении была сделана С. С. Шульманом (1966). На основании распространения и распределения миксоспоридий по отрядам рыб он

Таблица 1

Распределение миксоспоридий среди хордовых (по данным С. С. Шульмана с дополнениями автора)

Хозяева		Количество видов
I. Надкласс	Agnatha	3
II. Надкласс	Gnathstomata	
класс	Reptilia (водные)	6
класс	Amphibia	13
класс	Elasmobranchii	35
класс	Dipnoi	1
класс	Teleostomi	
	п/класс Actinopterygii	
	Chondrostei	1
	Holostei	2
	Teleostei	1000

высказал некоторые предположения о месте и времени их возникновения. Поскольку все роды с наиболее примитивными спорами (*Sphaeromyxa*) или вегетативными формами (*Ceratomyxa*, *Leptotheca*, *Ortholinea*, *Sinuolinea* и др.) паразитируют только в морских рыбах, морское происхождение миксоспоридий не вызывает сомнений. Анализ распределения этих паразитов по крупным таксонам позвоночных показал, что возникновение и становление миксоспоридий связано в основном с рыбами подкласса Actinopterygii (кл. Teleostomi), а вернее с определенной группой этого подкласса — Teleostei * (табл. 1). По мнению С. С. Шульмана (1966) миксоспоридии возникли лишь тогда, когда Chondrostei, Holostei и Teleostei четко обособились друг от друга. Такое обособление произошло в позднемеловое время. Именно к этому времени приурочено возникновение миксоспоридий на одной из групп — Teleostei.

Анализ локализации этих паразитов привел С. С. Шульмана к мысли, что исходным местом поселения миксоспоридий был желчный пузырь. Подтверждением этому служит то обстоятельство, что все представители рода *Sphaeromyxa* с наиболее примитивными спорами встречены исключительно в желчном пузыре. *Ceratomyxa* и *Leptotheca* — самые многочисленные роды с примитивными вегетативными формами — также встречаются преимущественно в этом органе: у первого рода 105 видов из 111, у второго — 35 из 40. Преимущественно в желчном пузыре встречаются и представители двух других богатых видами родов подотрядов Bipolaria и Eurysporea — *Myxidium* (60 из 100) и *Chloromyxum* (55 из 70). Более того, в желчном пузыре паразитируют представители почти всех родов этих подотрядов. Исключение составляют лишь 4 небогатых видами рода: *Ortholinea*, *Davisia*, *Caudomyxum*, *Wardia* (Шульман, 1966; Евдокимова, 1975). Все это свидетельствует о том, что эволюция Bipolaria и Eurysporea на первых порах происходила на фоне паразитирования в желчном пузыре. Переход к паразитированию в мочевом пузыре, а затем в мочеточниках и мочевых канальцах совершился несколько позднее, на что указывает тот факт, что и в настоящее время число видов Bipolaria и Eurysporea, паразитирующих в желчном пузыре, заметно преобладает над остальными: 285 из 400.

Третьим важным выводом С. С. Шульмана из анализа распространения миксоспоридий среди современных рыб было указание, что

---

* Группы Chondroostei, Holostei и Teleostei как таксономические единицы были упразднены Л. С. Бергом (1940). Однако миксоспоридии проявляют очень четкую приуроченность к одной из них — Teleostei, что заставляет нас вслед за Шульманом (1966) признавать эти группы, не присваивая им определенного таксономического ранга. Ту же позицию занимает Г У Линдберг (1971.).

основную роль в возникновении и становлении этих паразитов сыграли представители отряда Perciformes. Хотя наибольшее число видов пока указано для отряда Cypriniformes (более 320), эта высокая цифра достигается в основном за счет более высоко организованных представителей подотряда Platysporea, характерного для пресных вод. Роды с самыми примитивными спорами и вегетативными формами в Cypriniformes отсутствуют. Это и неудивительно, поскольку генезис и становление Cypriniformes связаны с пресными водами. Нельзя связать возникновение миксоспоридий и с одним из самых древних из ныне существующих отрядов — Clupeiformes: на морских рыбах представителях подотряда Clupeoidei, обнаружено всего 17 морских видов. Из них лишь один вид из рода *Sphaeromyxa*, 6 — *Ceratomyxa* и 1 — *Leptotheca*. По-видимому, миксоспоридии, возникнув на других рыбах, перешли на морских Clupeiformes. Что касается отряда Perciformes, то для него отмечено более 250 видов при наибольшем их разнообразии: 28 из 33 родов, иными словами — все морские и большинство пресноводных. Эти цифры возрастут, если учесть отряды Pleuronectiformes и другие, которые по мнению большинства ихтиологов произошли от Perciformes. Характерно также, что на окунеобразных отмечено наибольшее число представителей примитивных родов: *Sphaeromyxa* — 14 из 22, *Ceratomyxa* — 60 из 111, *Leptotheca* — 20 из 40 и т. д.

Эти три важных вывода в сочетании со сравнительно-морфологическим и функционально-морфологическим анализом позволили С. С. Шульману не только примерно установить время возникновения миксоспоридий и связать это возникновение с появлением окунеобразных, но и создать более или менее обоснованную схему эволюции данного подкласса. Однако многие важные этапы эволюции миксоспоридий — возникновение подотрядов, семейств и родов — оказались в значительной мере оторванными от истории их хозяев — Teleostei и от геологического прошлого нашей планеты.

Таковы исходные данные об эволюции этой группы. Накопленный за последние 10 лет материал по фауне, экологии и распространению миксоспоридий, а также новые данные о функциональном значении некоторых органоидов позволяют нам сделать дальнейшие шаги в этом направлении и попытаться представить эволюцию и филогению миксоспоридий на фоне истории морских и пресноводных водоемов и эволюции костистых рыб. Для этого наряду с собственными и литературными данными по миксоспоридиям привлечены основные руководства по геологии и палеогеографии (Kayser, 1908; Страхов, 1938, 1948; Женью, 1952; Архангельский, Страхов, 1938; Наливкин, 1962; Синицын, 1962; Флеров и др., 1974; и др. *), а также данные по систематике, палеонтологии, экологии и зоогеографии рыб (Берг, 1909, 1940, 1949; Лебедев, 1959; Линдберг, 1950, 1955а, б; 1971, 1972, 1974; Никольский, 1953, 1954, 1956; Яковлев, 1955, 1964 и др.).

Прежде всего следует отметить, что по мнению физиологов (Smith, 1930, 1931, 1932, 1943, 1953; Гинецинский, 1961, 1963 и др.) все рыбообразные и рыбы имеют пресноводное происхождение, о чем неоспоримо свидетельствует наличие у них гломерулярной системы, необходимой в условиях пресноводной среды для удаления избытка воды, беспрерывно проникающей в организм через покровы. В море, где концентрация солей выше, рыбы становятся гипотониками по отношению к окружающей среде. В этом случае вода, наоборот, в значительных количествах через те же покровы выводится из организма. Гломерулярная система становится не только бесполезной, но и вредной. Поэтому у всех рыб,

---

* Кроме указанных авторов были использованы «Палеогеография СССР», т. 3, 4 (1975), «Атласы литолого-палеогеографических карт» (1961, 1967, 1972) и «Основы палеонтологии», т. II (1964).

попавших в море, появляются механизмы, в той или иной степени устраняющие ставшую неблагоприятной функциональную деятельность гломерулярной системы. Соответственно, она не могла возникнуть в море. Следует отметить, что и Л. С. Берг неоднократно высказывался в пользу пресноводного происхождения рыб.

Хрящевые (Elasmobranchii и Holocephali) и костные (Teleostomi) рыбы, в разное время осуществившие выход в море, по-разному адаптировались к неблагоприятному солевому режиму. * Teleostomi — основные хозяева миксоспоридий — позднее хрящевых появились в море.

Если проследить историю позднемелового времени, то окажется, что в это время действительно создались условия, благоприятствующие возникновению миксоспоридий на морских костистых рыбах. Прежде всего, именно в верхнем мелу в морях имел место расцвет настоящих костистых рыб. Первые их представители появились еще в триасе, но были длительное время очень малочисленны; в раннем мелу они встречаются уже сравнительно часто, а в позднем — в массовом количестве, составляя господствующую группу среди морских рыб. Из ныне живущих отрядов в морях раннего мела были известны только представители Clupeiformes. Однако они не могли сыграть большой роли в возникновении и становлении миксоспоридий, поскольку были пелагическими рыбами, приуроченными к акваториям с большими глубинами. И в настоящее время роль морских сельдевых как хозяев миксоспоридий незначительна.

Между тем, в верхнем мелу произошло массовое появление в море костистых рыб, среди которых преобладали окунеобразные (Perciformes). Этому, по-видимому, способствовала грандиознейшая в истории Земли трансгрессия моря, имевшая место в сеноманском веке. «Это была величайшая из трансгрессий, которые когда-либо видела Земля. Необъятные поверхности, которые были до сих пор континентальными, были затоплены морем и покрыты меловыми осадками» (Kayser, 1908; стр. 455). Далее тот же автор указывает еще на одну особенность этой трансгрессии, имеющую очень большое значение для возникновения и становления миксоспоридий: «В эпоху сеномана море достигло своего наибольшего распространения, однако глубина его оставалась еще ничтожной. Лишь в последующее туронское время достигла она своего наибольшего значения, в то время, как расширения моря уже не происходило» (Kayser, 1908; стр. 456). Именно эти обширнейшие мелководья должны были в сеномане сыграть роль одного из самых благоприятных факторов для существования и распространения только что возникших миксоспоридий, еще несовершенные споры которых не имели приспособлений для парения в толще воды.

В это же время на мелководьях в широких масштабах совершился переход окунеобразных к бентофагии. По крайней мере, среди костистых рыб впервые указываются бентофаги. Этот фактор также весьма благоприятствовал прохождению жизненного цикла миксоспоридий особенно для первых примитивных видов, чьи споры слабо приспособлены к парению. Таким образом, анализ геологических и палеонтологических данных с большой долей вероятности не только подтверждает предположение С. С. Шульмана (1966) о появлении миксоспоридий на окунеобразных в позднем мелу, но и уточняет время их возникновения: в начале позднего мела — сеномане.

---

* Морские костистые рыбы для восполнения потери воды усиленно пьют морскую воду, выделяя через жабры избыток солей. Уменьшение потери воды у них достигается путем большей или ме́ньшей редукции гломерулярного аппарата. У хрящевых рыб в мочевых канальцах добавляются участки, реадсорбирующие мочевину обратно в кровяное русло, вследствие чего резко увеличивается осмотическое давление крови. Поэтому хрящевые рыбы даже в море оказываются гипертониками по отношению к окружающей их среде.

Остается недостаточно ясным вопрос о причинах массового появления окунеобразных в морях позднего мела. Если согласиться с мнением большинства ихтиологов о том, что Perciformes не произошли от Clupeiformes, то более вероятным окажется предположение, что Perciformes возникли не в море, а мигрировали из пресноводных водоемов вследствие трансгрессии, залившей основные равнинные участки рек. Однако для правильного понимания причин возникновения миксоспоридий актуален не вопрос о происхождении Perciformes, а установленный палеонтологами факт, что окунеобразные в сеномане были приурочены к мелководным участкам моря и брали пищу со дна.

Последующее углубление морских бассейнов в туроне, а также начавшаяся в сеноне и достигшая своего апогея в датском веке крупная регрессия должны были поставить миксоспоридий перед необходимостью адаптации к новым экологическим условиям. При этом для освоения новых экологических ниш (более глубокие места, рыбы, берущие пищу из толщи воды и т. п.) первоочередной должна была быть адаптация спор к замедленному опусканию. Следовательно, можно ожидать, что почти сразу же за возникновением имела место бурная эволюция миксоспоридий именно в этом направлении. Только у *Sphaeromyxa*, эволюция которых пошла по пути интенсификации пристеночного пищеварения (Шульман, 1966) и связанного с этим резкого увеличения размеров вегетативных форм, эта адаптация проявилась не в усовершенствовании спор, а в колоссальном увеличении количества последних. По всей вероятности, это обстоятельство и способствовало сохранению форм с более примитивными спорами до настоящего времени. У всех остальных миксоспоридий сохранение относительной примитивности вегетативных форм компенсировалось существенным усовершенствованием строения спор в направлении приспособления к замедленному опусканию в воде, что увеличивало возможности попадания в хозяина.

О том, что широкая радиация миксоспоридий и связанное с нею возникновение современных родов, семейств и даже подотрядов произошли именно в это время, свидетельствуют, во-первых, широкое распространение почти всех родов по морским акваториям, во-вторых, то, что подавляющее большинство родов возникло в желчном пузыре, т. е. до освоения миксоспоридиями других органов.

Вначале, по-видимому, имел место расцвет исходного и самого древнего подотряда — Bipolaria. Однако возможности к изменению формы спор у его представителей ограничены. Более перспективным в этом плане оказался произошедший от него, по-видимому, на ранних этапах подотряд Eurysporea, створки спор которого вытянулись в направлении, перпендикулярном плоскости шва, а полярные капсулы расположились в этой же плоскости. Соответственно в нем также возникло характерное для современной фауны наибольшее число родов со спорами самой разнообразной формы. Результатом этого стало широкое распространение миксоспоридий в морских акваториях, в первую очередь, среди Perciformes, приверженность к которым, как мы уже отмечали, сохранилась у них до настоящего времени. Это, однако, не исключало перехода и освоения, иногда в сравнительно широких масштабах, других подотрядов костистых рыб, в первую очередь тех, кто больше связан с дном, — Pleuronectiformes и Gadiformes.

Прогрессивное развитие Bipolaria и Eurysporea продолжалось, по-видимому, в течение всего палеогена, ибо в это время, как и в позднем мелу, в фауне рыб господствуют костистые рыбы, и в первую очередь, окунеобразные.

Мощная трансгрессия, достигшая апогея в эоцене, и сменившая ее регрессия в олигоцене, способствовали дальнейшей выработке у миксоспоридий самых разнообразных адаптаций как к мелководьям, так и (после сокращения площади последних) к глубоким акваториям. Однако

в отличие от верхнего мела, где, как указывалось выше, имело место образование основных родов Bipolaria и Eurysporea, в эти периоды эволюция миксоспоридий шла по пути освоения возможно большего числа хозяев и акваторий, а также в направлении увеличения числа видов внутри родов.

По-видимому, в это же время началось освоение миксопоридиями новых для них органов — мочевого пузыря, мочеточников и мочевых канальцев. Этот процесс, судя по схемам, приведенным С. С. Шульманом (1959а, б, 1966), протекал у разных родов независимо друг от друга: в разное время и в разных масштабах. Не исключена также возможность возникновения тех немногочисленных морских родов, которые не обнаружены в желчном пузыре (*Ortholinea*, *Davisia*). Однако более точное время возникновения указанных выше таксонов назвать нельзя, ибо такого рода процессы эволюции миксоспоридий в морях продолжаются, по-видимому, и до настоящего времени.

Вместе с тем, на границе палеогена и неогена произошли события, определившие, по-видимому, появление и развитие миксоспоридий в пресных водах.

Нижний палеоген унаследовал пресноводную фауну верхнего мела, которая и образовала ядро верхнетретичной пресноводной ихтиофауны. В пресных водах она состояла из представителей хрящевых ганоидов (Acipenseridae и Polyodontidae), костных ганоидов (Amiidae и Lepidosteidae) и некоторых пресноводных сельдеобразных. Это были частично реофильные речные виды, а в значительной мере — лимнофильные озерно-болотные рыбы, населяющие стоячие и медленнотекучие водоемы тропических лесов (Яковлев, 1964). Для последних была характерна резкая стратификация, благодаря которой в придонных слоях не только болот, но и озер создавалась заморная зона. Следствием этого было полное отсутствие бентосоядных рыб и исключительное однообразие экологических типов. Преобладали хищники, планктофаги были представлены очень слабо. Подобные условия не способствовали ни появлению, ни развитию миксоспоридий, т. к. их споры, попав на дно, уже никогда не смогли бы попасть в хозяина. В этом плане становится понятным почти полное отсутствие миксоспоридий на хрящевых (Chondrostei) и костных (Holostei) ганоидах.

Начавшиеся в олигоцене процессы горообразования и связанная с ними регрессия Мирового океана, получившие еще большее развитие в неогене, привели к появлению многочисленных речных бассейнов. Поскольку в это же время имело место возрастание континентальности климата, приводившее к значительному ухудшению условий в водоемах в определенные сезоны, создались предпосылки для существенных изменений в составе пресноводной фауны. На смену лимнофильной ихтиофауне начала третичного периода в Евразии, а затем и в Америке приходит новая озерно-речная фауна, которая в неогене становится господствующей. Эта новая фауна слагалась отчасти из морских вселенцев — окунеобразных, частично из карповых и щуковых. Представители последних двух семейств существовали и в древних пресноводных водоемах, однако их удельный вес был крайне невелик.

В фауне неогена особого расцвета достигли карповые. Это обстоятельство не могло не оказать существенного влияния на дальнейшую эволюцию миксоспоридий. Вместе с окунеобразными, оказавшимися основными хозяевами морских миксоспоридий, в пресные воды должны были широким фронтом внедриться и эти паразитические организмы. То обстоятельство, что роды *Myxidium*, *Zschokkella*, *Sphaerospora*, *Chloromyxum*, *Myxobilatus* богато представлены в пресных водоемах всего земного шара, подтверждает наше предположение, что эти основные роды подотрядов Bipolaria и Eurysporea сформировались и широко

распространились в морских акваториях до вселения окунеобразных в пресные воды в олигоцене.

Защитная функция створок спор и совершенная осморегуляторная система хозяев-рыб (организм последних более или менее обеспечивает постоянное осмотическое давление для паразита) создали предпосылки для сравнительно легкого перехода миксоспоридий в пресные воды. В новой среде они естественно столкнулись с новыми для них условиями. Прежде всего, увеличилась скорость погружения спор. Однако это обстоятельство не могло сильно затруднить их существование, поскольку глубина пресноводных водоемов заметно и почти повсеместно уступает глубинам морских акваторий.

Вторым важным моментом в эволюции пресноводных миксоспоридий могло быть обилие, если не преобладание, среди карповых бентофагов. Благодаря этому быстро опускающиеся и массами скапливающиеся на дне споры получали особо благоприятные возможности для попадания в хозяев, берущих пищу со дна. Соответственно более быстрое опускание спор в бо́льшей мере способствует повышению вероятности заражения бентосоядных рыб. Кроме того, быстрое опускание уменьшает снос спор даже при сильном течении, которое в реках становится важным фактором, влияющим на существование и распространение миксоспоридий. В связи с этим появление в амебоидном зародыше йодофильной вакуоли, которая, как показали наши эксперименты, утяжеляет спору (Донец, Подлипаев, 1974), оказалось важным шагом в адаптации миксоспоридий к рыбам, берущим пищу со дна водоема, в первую очередь, к карповым. Именно поэтому расцвет пресноводных миксоспоридий оказался тесно связанным с последними. Достаточно сказать, что сейчас на карпообразных (в первую очередь, на карповых) обнаружено более 350 видов миксоспоридий, хотя их фауна в основных водоемах, где господствуют карповые (Южная Азия, особенно Индия, Африка), изучена еще крайне недостаточно.

Вместе с тем фауна миксоспоридий карпообразных по сравнению с таковой окунеобразных отличается сравнительно небольшим разнообразием — всего 14 родов. Из подотрядов Bipolaria и Eurysporea более или менее богато представлены лишь три рода: *Sphaerospora* — 16, *Myxidium* — 25, *Chloromyxum* — 40 видами. Основную же массу миксоспоридий, приуроченных к карпообразным, составляют представители самого богатого видами подотряда Platysporea. Этот подотряд возник в пресных водах, по-видимому, от Bipolaria через посредство миксоспоридий, имеющих споры типа *Zschokkella* или *Neomyxobolus*. При этом из 250 видов Platysporea, обнаруженных на Cypriniformes, на долю миксоболид, обладающих йодофильной вакуолью, приходится более 200 видов.

Своеобразие пресноводной фауны миксоспоридий проявилось и в другом аспекте. Как показал С. С. Шульман (1966), адаптация Bipolaria к паразитированию в тканях шла постепенно путем приспособления к существованию в мочевом пузыре, мочеточниках, мочевых канальцах, боуменовых капсулах и мальпигиевых клубочках почек, затем в жабрах и других органах. Таким образом гломерулярная система оказалась местом, где осуществился переход от полостного паразитизма к тканевому.

Поскольку у морских рыб гломерулярная система в силу особенностей их осморегуляции в той или иной степени редуцирована, Bivalvulea не смогли в условиях моря перейти к тканевому паразитизму.

Пресноводные рыбы в отличие от морских являются гипертониками по отношению к окружающей их среде. Вода, поступающая в избытке через покровы, выводится через совершенную гломерулярную систему. Большое количество (свыше 100 тысяч) хорошо развитых мальпигиевых клубочков (диаметр свыше 60 мкм) создало благоприятные условия для

Таблица 2

Локализация представителей ***Bipolaria*** **и** ***Eurysporea*** **(из С. С. Шульмана, 1966)**

Локализация	Количество видов
Полости органов	
желчный пузырь	267
мочевой пузырь	67
мочеточники и мочевые канальцы	31
Всего	365
Ткани органов	
бауменовы капсулы	3
ткань почек	9
жабры	2
мышцы	1
ушная капсула	1
чешуя	1
подкожная соединительная ткань	1
ткани внутренних органов	1
Всего	19

перехода миксоспоридий к паразитированию в тканях. Именно поэтому переход Bivalvulea к тканевому паразитизму осуществился в пресной воде. Однако для представителей Bipolaria и Eurysporea этот переход оказался весьма затруднен. В первом подотряде к тканевому паразитизму смогли перейти только представители рода *Myxidium*. Во втором — представители родов *Sphaerospora*, *Chloromyxum*, *Caudomyxum*, *Wardia*. Всего же к паразитированию в тканях смогли приспособиться около 20 видов (табл. 2). По мнению С. С. Шульмана это связано с тем, что тканевой паразитизм требует особой прочности спор. Большинство Bipolaria и Eurysporea имеют недостаточно устойчивые к раскрыванию споры. Представители упомянутых выше родов имеют только удовлетворительные в отношении прочности споры.

Иное положение наблюдается в подотряде Platysporea, возникшем из Bipolaria уже в пресных водах. Переход полярных капсул на один полюс споры и расположение их в плоскости шва создали предпосылки для уменьшения толщины спор, что, в свою очередь, сделало их заметно устойчивее к раскрыванию. Усилившаяся в связи с этим прочность споры увеличила возможности освоения тканей. Platysporea широким фронтом перешли к тканевому паразитизму. Семь из восьми родов этого подотряда — исключительно тканевые паразиты. Полостной паразитизм сохранился лишь у представителей одного небольшого рода *Hoferellus*: один вид в желчном пузыре, один — в мочевом, два — в мочевых канальцах. Переход к паразитированию в тканях обеспечил резкое увеличение размеров вегетативных форм и соответственно продукции спор, что не могло не способствовать заметному биологическому прогрессу Platysporea, самого молодого подотряда в отряде Bivalvulea. Этот полностью пресноводный подотряд, естественно, отсутствовал у морских рыб позднего мела. Не мог он существовать и на представителях озерно-болотной и речной фауны пресноводных водоемов палеогена. Следовательно, его возникновение примерно может быть приурочено к олигоцену. За сравнительно короткий промежуток времени подотряд Platysporea превратился в самую многочисленную группу миксоспоридий, освоившую все без исключения органы и ткани рыб, включая нервную, хрящевую и костную.

Наибольшего развития, как мы уже отмечали, достигло сем. Myxo-

bolidae, тесно связавшее свою эволюцию с расцветом карповых. Широкая радиация Cyprinidae вызвала соответствующую радиацию Platysporea. Появление панктофагов и хищников, добывающих пищу из толщи воды, привело к необходимости возникновения приспособлений к парению у спор, уже адаптированных к быстрому опусканию. Происходит уменьшение (но не исчезновение) йодофильной вакуоли, появление нитей (*Hoferellus*) и отростков (*Henneguya*, *Phlogospora*, *Neohenneguya*) и т. п. По данным С. А. Подлипаева (1972) в полости споры *Henneguya* накапливается относительно большое количество экскреторного жира, что также способствует повышению плавучести спор.

Возможно, что отсутствие йодофильной вакуоли в сем. Myxosomatidae (*Myxosoma*, *Agarella*) связано с исчезновением этого органоида, что в таком случае можно рассматривать как средство к замедлению погружения спор.

Хотя основной путь эволюции Platysporea, и особенно Myxobolidae, связан с карповыми, однако это не исключает использования в качестве хозяев представителей других отрядов и семейств рыб, чему в значительной мере способствует широкая и, как правило, не строго проявляющаяся специфичность миксоспоридий. В особенно широких масштабах этот переход осуществился на представителей окунеобразных, щуковых, лососевых, хариусовых, сомовых и других. Не исключается переход миксоспоридий и на другие группы позвоночных (табл. 1). Однако эти переходы на всех, кроме рыб, осуществились в значительно меньших масштабах, и только по отношению к низшим позвоночным, живущим в воде.

Слабо инвазированными оказались не только хрящевые, но даже отдельные группы костистых рыб (Holostei и Chondrostei). Подобное явление легко объяснимо историей формирования ихтиофауны. В то время, когда миксоспоридии, используя окунеобразных, вошли в пресные воды и дали небывалую вспышку видов на карповых, окуневых и других Teleostei (олигоцен), хрящевые и особенно костные ганоиды мало-помалу уступали свои позиции и в значительной мере вымерли. Сравнительно узкий круг хозяев при относительно нестрогом проявлении специфичности — несомненно результат молодости всего подкласса Myxosporidia.

Проведенный нами анализ позволяет не только объяснить причинно-следственные связи между морфологическими особенностями спор, условиями существования в определенные исторические эпохи, появлением и развитием тех или иных таксонов миксоспоридий, но и упорядочить и уточнить филогенетическую схему С. С. Шульмана (1966), увязав происхождение определенных групп с историей морских и пресноводных акваторий и их ихтиофауны (см. рис.).

Как уже отмечалось, предположение С. С. Шульмана (1966), что возникновение миксоспоридий произошло в позднем мелу, не только подтверждается данными исторической геологии и ихтиологии, но и уточняется: в начале позднего мела — сеномана. Также подтверждается его представление о раннем обособлении рода *Sphaeromyxa* и о большой роли в становлении эволюции миксоспоридий морских окунеобразных. Оправданы и его предположения о большой роли Perciformes при внедрении миксоспоридий в пресные воды и о значительной роли Cypriniformes в эволюции пресноводных миксоспоридий, особенно в возникновении и становлении подотряда Platysporea.

Вместе с тем, в схеме С. С. Шульмана филогенетические соотношения внутри подкласса миксоспоридий, а также важнейшие этапы их эволюции не увязаны ни с геологическими периодами, ни с определенными моментами истории костистых рыб. В соответствии с этим в его схему можно внести следующие дополнения и коррективы.

С большой долей вероятности можно утверждать, что уже в позднем

Эволюция и филогения отряда Bivalvulea.

Черным цветом обозначены морские формы, белым — пресноводные. Самые узкие четырёхугольники соответствуют 1—6 видам, более широкие 7—10 видам, 11—25, 26—60 и свыше 60 — пропорционально шире.

мелу произошла мощная радиация возникших в сеномане миксоспоридий. Именно в это время от исходного подотряда Bipolaria обособился подотряд Eurysporea, и возникли все основные роды обоих подотрядов. Исходя из этого, на наш взгляд, следует внести изменения в схему С. С. Шульмана, по которой Eurysporea и Platysporea возникают примерно в одно и то же время.

Не можем мы согласиться и с мнением С. С. Шульмана о том, что представители Eurysporea проникли в пресные воды позже других подотрядов. Как отмечалось выше, более вероятно проникновение миксоспоридий в пресные воды в олигоцене, когда уже существовали и были широко распространены основные роды Bipolaria и Eurysporea. Нет оснований считать, что окунеобразные, внедряясь в пресные воды, занесли с собою только представителей Bipolaria, оставив в морях Eurysporea. Скорее можно говорить о том, что вселение Eurysporea в пресные воды проходило в менее широких масштабах в силу далеко зашедшей специализации некоторых родов к жизни в морях. Часть из них, наиболее адаптированных к морскому образу жизни, так и не смогла приспособиться к обитанию в пресноводных хозяевах. Так, у самого крупного рода *Ceratomyxa*, насчитывающего более 100 видов, только один (*C. schasta*) паразитирует в пресноводной рыбе. Судя по примитивности его вегетативной формы и большой патогенности можно предполагать, что переход этого паразита в пресные воды произошел сравнительно недавно. То же, по-видимому, можно сказать и о роде *Leptotheca*, из 40 видов которого только 3 встречается на пресноводных рыбах. Это относится и к некоторым другим родам. Совсем не встречаются в пресноводных рыбах представители родов *Parvicapsula*, *Auerbachia*, *Alatospora* и *Paliatus*. Судя по тому, что последний паразитирует у глубоководных рыб, можно считать его древним, однако более точные выводы можно будет сделать лишь после получения полных сведений о паразитах глубоководных рыб, изучение которых еще только началось. Что касается других родов, то поскольку они не столь многочисленны и не распространены повсеместно, можно предполагать, что их возникновение падает на более поздние сроки: плиоцен или даже голоцен.

Таким образом, в подотряде Eurysporea внедрение в пресные воды смогли в широких масштабах осуществить представители лишь трех родов — *Sphaerospora*, *Chloromyxum* и *Myxobilatus*. Роды *Caudomyxum* и *Wardia*, по всей вероятности, возникли уже в пресных водах: первый от *Chloromyxum*, второй — от *Sphaerospora*. Поскольку *Wardia*, известная до сих пор для Северной Америки, обнаружена и в Азии (Бочарова, Донец, 1974), ее можно считать очень древним родом, обособившимся в конце олигоцена — миоцене. Что касается *Caudomyxum*, то малое число видов и неширокое распространение заставляют предполагать ее недавнее происхождение: в голоцене.

В отношении подотряда Bipolaria можно сказать, что, по-видимому, и у них часть основных родов, возникших во время радиации в верхнем мелу и в палеогене (*Sphaeromyxa*, *Myxoproteus*, *Sinuolinea*, *Ortholinea* и др.), не смогли перейти к жизни в пресных водах. Внедриться в пресные воды в олигоцене смогли представители только двух родов — *Myxidium* и *Zschokkella*. *

Сравнительно бедные по видовому составу роды, встречающиеся только в морях, *Ortholinea*, *Davisia*, *Fabespora*, *Coccomyxa* — возникли,

---

* Учитывая все вышеизложенное, мы не можем согласиться с еще одной деталью в филогенетической схеме С. С. Шульмана. В ней все вселившиеся в пресные воды Bipolaria и Platysporea, с одной стороны, и Eurysporea — с другой, происходят от каких-то общих предков, зашедших в пресные воды. Между тем, как мы уже отмечали, более вероятно, что роды подотрядов Bipolaria и Eurysporea осваивали пресные воды независимо друг от друга.

по всей вероятности, уже в кайнозое. *Ortholinea* и *Davisia*, встречающиеся только в мочевом пузыре, могли произойти в палеогене, когда по нашим предположениям, уже осуществилось освоение миксоспоридиями мочевого пузыря и мочеточников. Монотипичные роды *Fabespora* и *Coccomyxa* возникли, по-видимому, еще позднее, однако их слабая изученность лишает нас возможности высказать более точные предположения.

Значительный интерес представляет для нас близкий к *Zschokkella* род *Neomyxobolus*, отмеченный только для пресных вод и обладающий амебоидными зародышами с йодофильной вакуолью, что также характерно для пресноводных миксоспоридий. Несомненно, что он произошел от рода *Zschokkella* уже в пресных водах. Поскольку он встречен пока лишь в Синоиндийской области, можно предполагать, что он возник в более поздние сроки после поднятия Гималайской геосинклинали уже не смог проникнуть в водоемы Голарктической области.

Однако самым важным моментом в вселении Bipolaria и пресные воды было, по нашему мнению, происхождение от них подотряда Platysporea. В отличие от С. С. Шульмана мы по уже указанным выше причинам считаем, что этот подотряд мог возникнуть лишь в олигоцене, т. е. заметно позже, чем Eurysporea.

Судя по тому, что основные роды Platysporea (*Myxobolus*, *Henneguya*, *Thelohanellus* и *Myxosoma*) распространены по всем пресноводным водоемам земного шара, можно считать, что и в этом подотряде произошла бурная, совершившаяся за относительно короткий срок радиация. Малочисленные роды (*Neohenneguya* и *Phlogospora* в Индии, *Agarella* — у *Lepidosiren paradoxa* из Южной Америки), по всей вероятности, возникли в более позднее время, что и определило их ограниченный ареал. Не следует забывать, что *Agarella* — далеко продвинувшаяся в смысле специализации форма миксоспоридий — паразитирует в тканях.

Что касается рода *Hoferellus*, то малочисленность этого наиболее примитивного среди Platysporea рода (полостной паразитизм в желчном и мочевом пузырях, мочеточниках и мочевых канальцах) связана скорее с вымиранием большинства его представителей.

Интересно еще отметить, что выход представителей пресноводного подотряда Platysporea в море совершился, по-видимому, недавно и в очень ограниченных масштабах. Из 350 видов только 8 (5 *Myxobolus*, 2 *Myxosoma* и 1 *Henneguya*) паразитируют в морских рыбах.

Наконец, хотелось бы остановиться еще на одном моменте, касающемся Platysporea. Нам кажется, что отсутствие йодофильной вакуоли у представителей сем. Myxosomatidae (*Myxosoma*, *Agarella*) связано не с тем, что этот органоид амебоидного зародыша еще не появился, как предполагали до сих пор (Шульман, 1966; Донец и Подлипаев, 1974) а с тем, что он исчез в процессе адаптации к рыбам, берущим пищу из толщи воды. Ведь у примитивных *Hoferellus*, сохранивших полостной паразитизм, йодофильная вакуоль имеется. У Myxosomatidae же нет ни одного вида с этим примитивным способом паразитирования. Соответственно мы приходим к выводу, что отсутствие йодофильной вакуоли у Myxosomatidae — явление вторичное, что заставляет нас внести коррективы в схему С. С. Шульмана.

В заключение обратим внимание на то, что и миксоспоридии иллюстрируют общую закономерность эволюции живых организмов: при возникновении таксонов крупного порядка имеющих перед собою большое число свободных экологических ниш, имеет место широкая радиация, сопровождающаяся почти одновременным появлением таксонов всех рангов: в данном случае родов, семейств, подотрядов.

Таким образом, даже поверхностный анализ истории хозяев дает

возможность проверить и уточнить филогенетическую схему и тех паразитов, которые не проявляют узкой и строгой специфичности к своим хозяевам.

ЛИТЕРАТУРА

Архангельский А. Д. Страхов Н. М. Геологическое строение и история развития Черного моря. М.—Л., изд. АН СССР, 1938, 226 с.
Атлас литолого-палеогеографических карт Русской платформы и ее обрамления. Изд. Всес. аэрогеологического треста, 1961.
Атлас литолого-палеогеографических карт СССР, т. IV (Кайнозой). Изд. Всес. аэрогеологического треста, 1967.
Атлас литолого-палеогеографических карт СССР. Краткая объяснительная записка. Изд. ВСЕГЕИ, 1972, 63 с.
Берг Л. С. Рыбы бассейна Амура. — Зап. имп. Акад. наук, 1909, сер. 8, т. 24, № 9, 269 с.
Берг Л. С. Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых. — Тр. Зоол. инст. АН СССР, т. 5, 1940, с. 87—517
Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. ч. 3. Л., изд., ЗИН АН СССР, 1949, с. 927—1382.
Бочарова Т. А., Донец З. С. Новые виды миксоспоридий из рыб водоемов Васюганья. — Паразитология, 1974, т. 8, вып. 1, с. 74—76.
Быховский Б. Е. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. М.—Л., изд. АН СССР, 1957, 509 с.
Гинецинский А. Г. Об эволюции функций и функциональной эволюции. М.—Л., изд. АН СССР, 1961, 21 с.
Гинецинский А. Г. Физиологические механизмы водно-солевого равновесия. М.—Л., изд. АН СССР, 1963, 427 с.
Догель В. А. Филогения инфузорий желудка жвачных в свете палеонтологических и экологопаразитологических данных. — Зоол. журн., 1946, т. 25, вып. 5, с. 395—402.
Догель В. А. Курс общей паразитологии, Л., Учпедгиз, 1947, 372 с.
Донец З. С., Подлипаев С. А. Роль йодофильной вакуоли в экологии пресноводных миксоспоридий. — VI Всесоюзн. совещание по болезням и паразитам рыб. Тез. докл. М., 1974, с. 77—81.
Жинью М. Стратиографическая геология. М., «Иностранная лит-ра», 1952, 630 с.
Евдокимова Е. Б. Некоторые вопросы экологии и происхождения миксоспоридий морских костистых рыб. — Проблемы паразитологии. Материалы VIII научной конференции паразитологов УССР, ч. I. Киев, «Наукова думка», 1975, с. 171—173.
Лебедев В. Д. Неогеновая фауна пресноводных рыб Зайсанской впадины и Западно-Сибирской низменности. — Вопросы ихтиологии, 1959, вып. 12, с. 28—69.
Линдберг Г У Недавние крупные колебания уровня океана и биогеография. — Землеведение, 1950, т. 3 (43), с. 46—59.
Линдберг Г У. Четвертичный период в свете биогеографических данных. Л., изд. АН СССР, 1955а, 334 с.
Линдберг Г У История фауны типично пресноводных рыб Западной Европы. — В кн.: Памяти академика Л. С. Берга, Л., изд. АН СССР, 1955б, с. 421—442.
Линдберг Г У. Определитель и характеристика семейств рыб мировой фауны. Л., «Наука», 1971, 470 с.
Линдберг Г. У. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. Л., «Наука», 1972, 548 с.
Линдберг Г У Значение ныне живущих организмов для познания геологического прошлого. — Журн. общ. биол., 1974, т. 35, № 1, с. 3—13.
Наливкин Д. В. Геология СССР. М., изд. АН СССР, 1962, 813 с.
Никольский Г В. Основные закономерности формирования и развития речной ихтиофауны. — В кн.: Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.—Л., изд. АН СССР, 1953, с. 77—90.
Никольский Г. В. Частная ихтиология. М., изд. АН СССР, 1954, 436 с.
Никольский Г В. Рыбы бассейна Амура. М., изд. АН СССР, 1956, 551 с.
Основы палеонтологии. Т. II, Бесчелюстные, рыбы. М., «Наука», 1964, 522 с.
Палеогеография СССР. Объяснительная записка к Атласу литологопалеогеографических карт СССР. М., «Недра», 1975, т. 3, — 199 с., т. 4, — 202 с.
Подлипаев С. А. Жир в спорах и цистах некоторых слизистых споровиков. — Паразитология, 1972, т. 6, вып. 6, с. 506—508.
Рубцов И. А. К эволюции желудочных оводов (Gastrophilidae)) в связи с историей их хозяев. — Зоол. журн., 1939, т. 18, вып. 4, с. 669—684.
Рубцов И. А. Филогенетических параллелизм паразитов и хозяев и его значение в систематике и биогеографии. — Успехи совр. биол., 1940, т. 13, вып. 3, с. 430—456.
Синицын В. М. Палеогеография Азии. М.—Л., изд. АН СССР, 1962, 266 с.
Страхов Н. М. Историческая геология. М., Государств. учебно-педагогич. изд-во Наркомпроса РСФСР, 1938, 494 с.

Страхов Н. М. Основы исторической геологии. Ч. 2. Госгеолиздат, 1948, 396 с.
Флёров К. К., Беляева Е. И., Яновская Н. М. и др. Зоогеография палеогена Азии. М., «Наука», 1974, 275 с.
Шульман С. С. Основные направления эволюции в отряде Myxosporidia. — Зоол. журн., 1959а, т. 3, вып. 10, с. 1481—1497.
Шульман С. С. Новая система миксоспоридий. — Тр. Карельск. фил. АН СССР, 1959б, т. 14. Вопр. паразитол. Карелии, с. 33—47.
Шульман С. С. Миксоспоридии фауны СССР. М.—Л., «Наука», 1966, 507 с.
Яковлев В. Н. Пресноводные рыбы из плиоценовых отложений Иртыша. — Бюл. Моск. о-ва испыт. прир., сер. биол., 1955, т. 60, вып. 4, с. 73—85.
Яковлев В. Н. История формирования фаунистических комплексов пресноводных рыб: — Вопр. ихтиол., 1964, т. 4, вып. 1 (30), с. 10—22.
Яковлев Н. Н. Учебник палеонтологии. Изд. 5. М.—Л., 1937, 512 с.
Braun M. Die tierischen Parasiten des Menchen. Leipzig, 1925, 464с.
Ferris G. F. Constributions toward a monograph of the sucking lice. P.5. — Stanford. Univ. Publ., ser. biol. sci., 1932, v. 2, № 5, p. 273—413.
Kayser E. Lehrbuch der Geologischen Formationskunde. 3. Auflage. Stuttgart., 1908, 741 S.
Smith H. The absorption and excretion of water and salts by marineteleosteis. Amer. J. Physiol., 1930, v. 93, p. 480.
Smith H. The absorption and excretion of water and salts by the Elasmobranch fishes. — Amer. J. Physiol., 1931, v. 98, p. 296.
Smith H. Water regulation and its evolution in the fishes. — Quart. Rev. Biol., 1932, v. 7, p. 1.
Smith H. The evolution of the kidney. Lectures on the kidney. Kansas, 1943, 221p.
Smith H. From fish to philosopher. The story of our internal environement. Boston. 1953, 115 p.

МИКСОСПОРИДИИ РОДА KUDOA (MYXOSPORIDIA, MULTIVALVULEA) БАССЕЙНА АТЛАНТИЧЕСКОГО ОКЕАНА

А. А. Ковалева, С. С. Шульман, В. Н. Яковлев

Kudoa — наиболее многочисленный род отряда многостворчатых миксоспоридий (Multivalvulea). Для этого рода, как и для всего семейства Tetracapsulidae, характерны споры, состоящие из четырех створок, внутри которых помещаются 4 полярные капсулы, расположенные на переднем конце, и амебоидный зародыш, занимающий свободное от полярных капсул пространство за ними. Являясь исключительно тканевыми паразитами (преимущественно мышцы), они наносят большой вред рыбной промышленности, портят товарный вид рыбы, снижая его качество, а в некоторых случаях вызывая эпизоотии среди молоди ценных промысловых рыб.

Между тем они очень слабо изучены. До последнего времени не был известен даже видовой состав этих паразитов, не говоря уже об их экологии, биологии, географическом распространении и пр. Это обстоятельство побудило Зоологический институт и АтлантНИРО провести возможно более полное исследование данной группы паразитов в бассейне Атлантического океана. Работа проводилась с 1970 по 1975 год в различных районах Атлантики. За это время было исследовано 20019 экземпляров рыб, относящихся к 226 видам (табл. 1). Собранный материал исследовался как в живом виде, так и на глицерин-желатиновых препаратах с использованием фазо-контрастного устройства. Кроме того, были использованы материалы, любезно представленные

Таблица 1

Районы исследований и количество исследованных рыб

Районы исследований	Кол-во видов рыб	Кол-во экз.
Северное море	17	134
Северная часть Ирландского шельфа	8	840
Юго-западная часть Ирландского шельфа	28	137
Открытая часть океана (р-н хребта Рейкьянис)	6	200
Бискайский залив	7	56
Северо-Западная Африка	43	9935
Гвинея Бисау	22	633
Юго-западная Африка	4	170
Антарктический сектор Атлантического океана	14	633
Фолклендско-Патагонский шельф	19	5469
Банки Бразилии	11	347
Открытая часть океана 34° ю. ш. (р-н Монтевидео)	3	75
Р-н о. Вознесения и Св. Елены	4	30
Р-н Банки Азорских островов	1	627
Северо-западная Атлантика (залив Мэн банка Джорджес)	9	536
Большая Ньюфаундлендская банка	15	91
Южный Лабрадор и север Большой Ньюфаундлендской банки	15	106
Всего	226	20019

нам Т. Гроздиловой из Белого моря и Н. Найденовой из Черного и Азовского морей.

В результате мы получили возможность доисследовать и переописать 7 видов рода *Kudoa*. В отношении других 6 видов были использованы литературные данные зарубежных ученых (Thélohan, 1895; Hann, 1915; 1917; Perard; 1928; Inversen a. Meter, 1967; Siau 1971; Joy, 1972; Paperna, 1974 и др.).

Это дает нам основание считать, что мы имеем более или менее полное представление о миксоспоридиях рода *Kudoa* и заболеваниях, вызываемых ими, по крайней мере для основных промысловых рыб, а также и для значительного числа непромысловых. Трудности изучения кудоозов заключались и в том, что многие виды, описанные еще в прошлом столетии или в начале нашего века, оказались сборными. В связи с этим, нам пришлось провести пересмотр и переописание всех видов, выработать единый для всех видов *Kudoa* подход и составить определительную таблицу. Для составления определителя мы использовали политомический метод, который, по нашему мнению, не только облегчает определение видов, но и дает возможность более углубленно подойти к их изучению. Как мы уже упоминали, для Атлантического океана и связанных с ним морей в настоящее время известно 14 достоверных видов *Kudoa*. Ниже приводится определительная таблица, описание видов и заболеваний, вызываемых ими, а также разбираются причины и факторы, обусловившие ныне существующую картину распространения представителей *Kudoa* среди рыб акваторий Атлантического океана. В связи с тем, что политомическая система определителей сравнительно мало используется в паразитологической литературе, мы позволим себе дать краткую инструкцию по ее использованию.

Наиболее характерные признаки распределены по семи группам или, как их называют, рядам, которые обозначаются римскими цифрами. В пределах ряда находятся признаки однотипного порядка, каждый из которых обозначен арабской цифрой.

Определяющий должен в каждом ряду выбрать цифру, соответствующую признаку исследуемого вида. Эти цифры располагаются в порядке нумерации рядов, после чего данный номер отыскивается на таблице, где и узнается, какому виду он соответствует. Если какой-нибудь вид — единственный обладатель данного признака, то цифра соответствующая этому признаку, заключается в рамку. В таких случаях использование других признаков для определения этого вида не обязательно.

Схема измерений приведена на рис. 1.

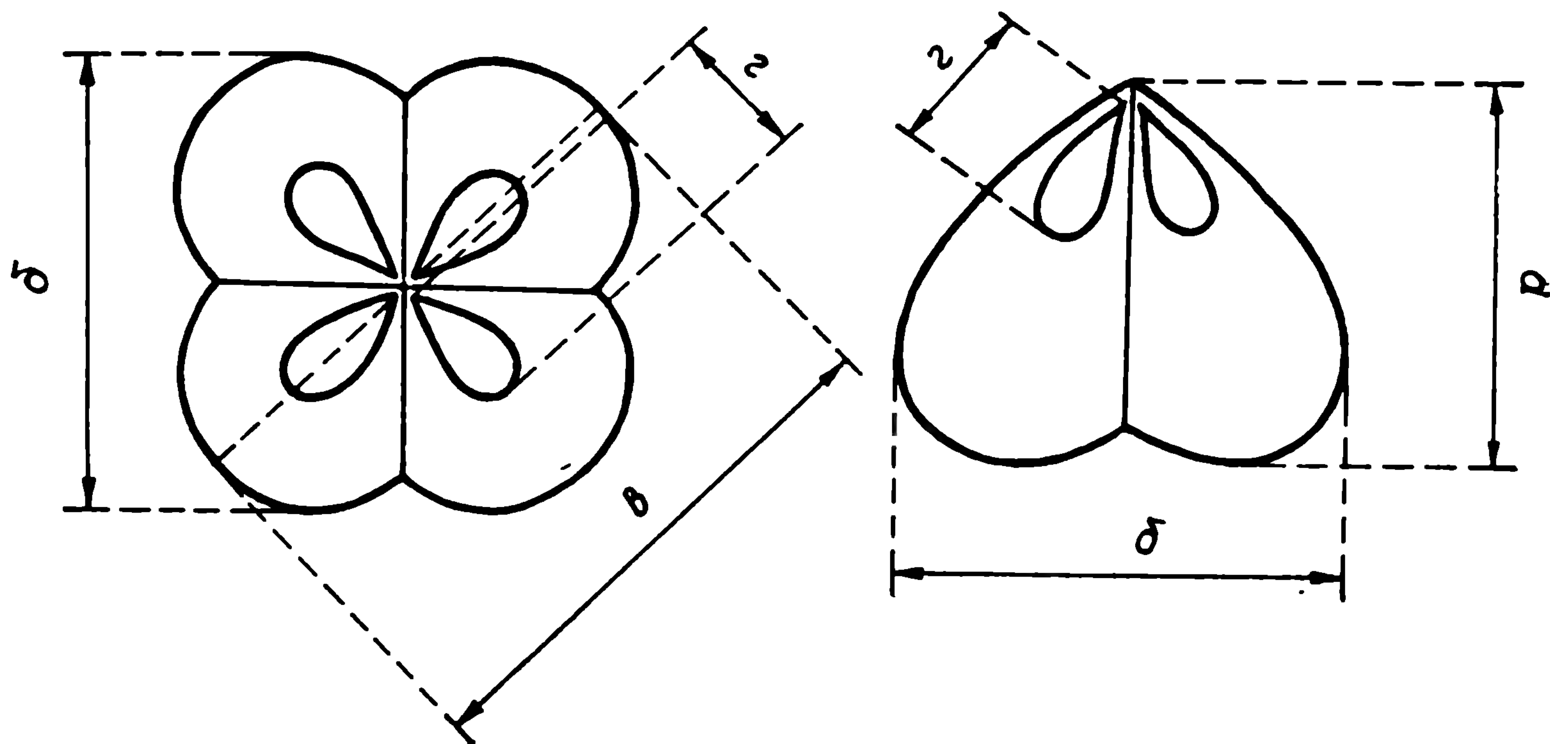


Рис. 1. Схема измерения спор Multivalvulea:
а — длина споры; *б* — толщина споры; *в* — ширина споры; *г* — длина полярной капсулы.

ПЕРЕЧЕНЬ ПРИЗНАКОВ

I ряд. Форма вершины створок
- — створки закругленные — 1
- — створки заостренные — 2
- — створки уплощенные — [3]

II ряд. Форма переднего конца споры
- — передний полюс имеет вид конуса — 1
- — передний полюс закруглен без ясновыраженного выступа — 2
- — передний полюс закруглен с ясным выступом посередине — 3
- — передний полюс в виде уплощенной площадки без выступов — 4
- — передний полюс в виде уплощенной площадки с боковыми выступами — [5]
- — передний полюс в виде уплощенной площадки с 4 боковыми и одним срединным выступом — [6]

III ряд. Форма заднего конца споры
- — задний конец нормально закруглен — 1
- — закругленный задний конец снабжен небольшими отростками — 2
- — задний конец закруглен, сильно выступает и слабо прикрыт створками — [3]
- — задний конец закруглен, слабо выступает и почти полностью прикрыт вершинами створок — 4
- — задний конец уплощен — [5]
- — задний конец вогнутый — [6]

IV ряд. Положение вальвагенного ядра
- — вальвагенные ядра расположены на вершинах створок — 1
- — вальвагенные ядра расположены вблизи шва — 2

V ряд. Число витков полярной нити
- — полярная нить дает петлю и не образует витков — 1
- — полярная нить образует два витка — 2
- — полярная нить образует 3—3.5 витка — 3
- — полярная нить образует 4 и больше витков — 4

VI ряд. Длина споры
- — длина до 6 мк — 1
- — длина более 6 мк — 2

VII ряд. Соотношение длины полярных капсул
- — все капсулы одинаковой величины — 1
- — одна капсула крупнее других, остальные одинаковы — 2
- — одна капсула крупная, другая капсула маленькая, две остальные одинаковые и по размерам занимают промежуточное положение — 3

Таблица для определения видов рода *Kudoa* Атлантического океана

Вид	I	II	III	IV	V	VI	VII
K. thyrsitis	2	2	4	1	1	1,2	3
K. histolytica	2	2	3	—	—	1	3
K. kabatai	2	6	2	—	4	1	1
K. alliaria	1	2	1	1	3	2	1
K. nova	1	2	1	2	4	1,2	1
K. rosenbuschi	1	4	1	2	2	2	1
K. clupeidae	1	3	1	2	—	1	1
K. quadratum	1	3	5	—	—	2	1
K. insolita	3	3	2	2	1	1	1
K. cerebralis	1	1	1	2	—	1,2	1
K. funduli	1	3	1	1	—	2	1
K. branchialis	1	5	1	—	—	1	1
K. eleotrizi	1	4	6	—	4	1,2	1
K. crumena	1	1	1	—	4	2	1

Примечание. В тех случаях, когда нет указаний по поводу какого-либо признака, в соответствующей графе делается прочерк.

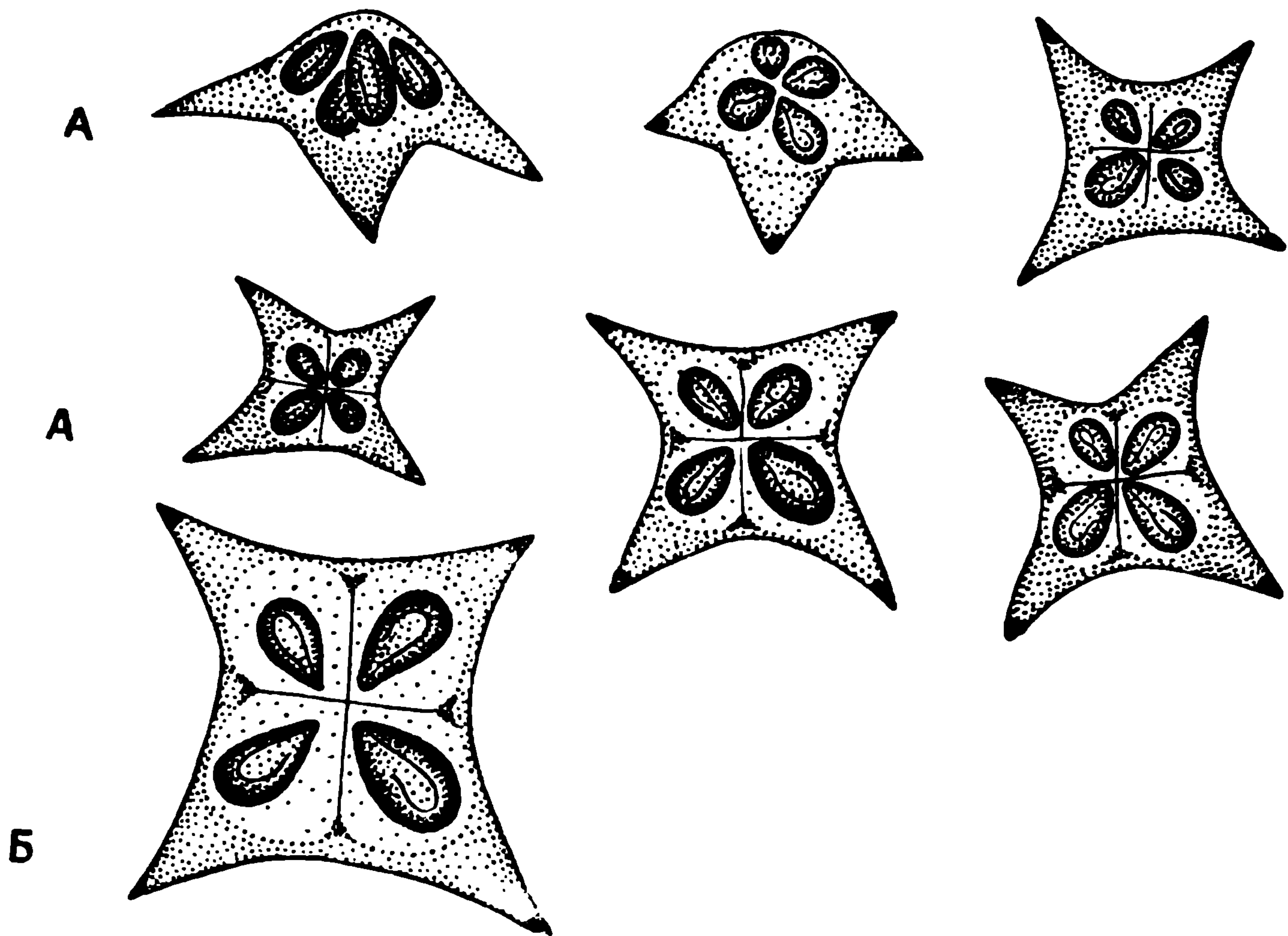


Рис. 2. Споры Kudoa thyrsitis.
А — живые споры; *Б* — споры, расплющенные в препарате.

1. **Kudoa thyrsitis** (Gilchrist, 1924) (рис. 2)

[(СИН *CHLOROMYXUM* sp. JOHNSTON ET CLELAND, 1910; *CHLOROMYXUM* THYRSITIS GILCHRIST, 1924; *KUDOA THYRISTIS* MEGLITSCH, 1947)]

Хозяева: снек — *Thyrsitis atun*, *Lepidopus caudatus*, *Zeus faber*, *Sardinops ocellata*.

Локализация: мышечные волокна.

Места находок: Атлантическое побережье Юго-Западной Африки, Индийский океан — Австралия (залив Порт Филипп и Бассов пролив).

Вегетативные формы: одноядерные плазмодии, в которых

может образовываться 1, 2 или несколько (до 7) споробластов, дающих то же количество спор.

Вершины створок оттянуты и загнуты несколько назад, образуя заостренные выросты, благодаря чему споры при рассматривании их с переднего или заднего полюса имеют крестообразную форму. Одна из створок больше других. Противоположная ей створка имеет наименьшие размеры. Соответственно две других створки одинаковой величины занимают по размерам промежуточное положение. Это же явление еще в большей степени выражено у полярных капсул, каждая из которых соответствует своей створке. Амебоидный зародыш располагается позади полярных капсул. Вальвагенные ядра расположены на вершинах створок. Полярные нити не образуют витков, а дают лишь одну петлю. Передний полюс округлый. У живых спор вытянутые вершины створок отогнуты назад и почти прикрывают слегка закругленный задний полюс. Длина споры 5—8, ширина (диаметр в плоскости шва) 5,5—7, толщина (диаметр в плоскости полярных капсул) 11—12,5 мкм. Длина большей полярной капсулы 3,5—4, средних 2,7—3,5, меньшей 2—2,2, диаметр всех полярных капсул — 1—2 мкм.

Паразит вызывает гистолиз мышечной ткани, который особенно сильно проявляется после смерти рыбы.

2. **Kudoa histolytica** (Perard, 1928) (рис. 3)

[(СИН. *CHLOROMYXUM HISTOLYTICUM* PERARD, 1928; *KUDOA HISTOLYTICA* (PERARD, 1928) MEGLITSCH, 1947)]

Хозяин: *Scomber scombrus.*

Локализация: мышечные волокна.

Место обнаружения: Средиземное море (Гасконский залив), Атлантический океан (Бискайский залив).

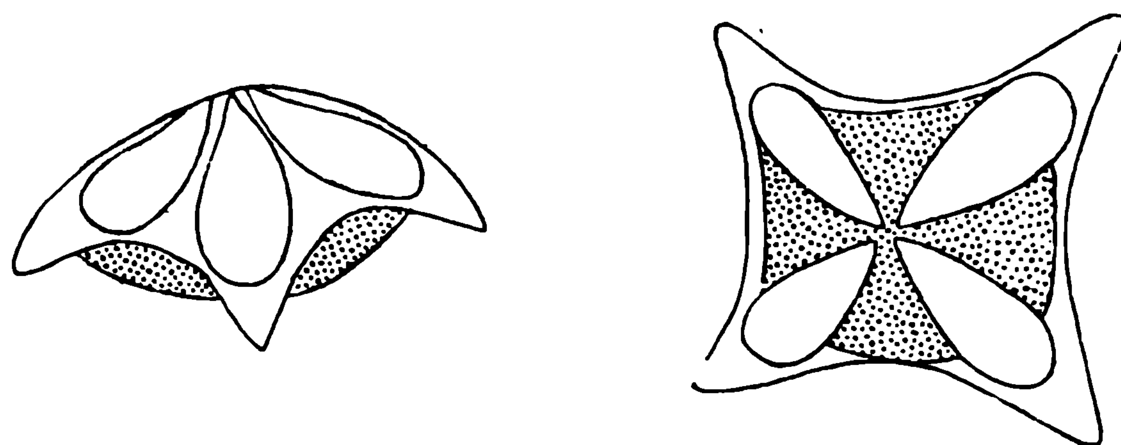


Рис. 3. Споры Kudoa histolytica (из Perard, 1928).

Вегетативные формы изучены слабо, по-видимому, сходны с таковыми *K. thyrsitis.* Споры однотипны со спорами *K. thyrsitis.* Вершины створок заострены и несколько оттянуты назад, при этом, они, в отличие от спор *K. thyrsitis*, не прикрывают полностью хорошо выраженный закругленный задний конец. Одна створка и соответствующая ей полярная капсула крупнее других. Противоположная створка и капсула самые мелкие, остальные две створки и капсулы имеют одинаковую длину и по размерам занимают промежуточное положение. Передний конец закруглен. Длина споры 5—6, толщина 12—15 и ширина 7—9 мкм. Длина самой большой капсулы 6, самой мелкой 3 мкм.

Споры данного вида имеют самые большие размеры в отряде Multivalvulea.

3. **Kudoa kabatai** Schulman et Kovaljova nov. sp. (рис. 4)

[(СИН. *KUDOA CLUPEIDAE* HAHN, 1917 PART. KABATA, 1960)]

Хозяин: *Zeugopterus punctatus.*

Локализация: мускулатура.

Место обнаружения: Северное море (Абердин).

Вегетативные формы: образование, похожее на цисту, расположенное между мышечными волокнами, лишенное оболочки, длиной до 3 мм, в котором обнаружено большое количество спор.

Споры несколько вытянуты в продольном направлении и имеют перетяжку посередине. На каждой створке, на переднем и заднем конце, имеются выросты: спереди — длинный и заостренный, сзади — короткий и закругленный. Передний полюс уплощен, на нем имеются четыре боковых выступа (передние отростки споры) и один срединный, на котором открываются полярные капсулы равной величины. В них хорошо различаются многочисленные витки полярной нити. Длина споры 4—5, ширина и толщина 5—7,7, длина полярных капсул 1,5—2 мкм.

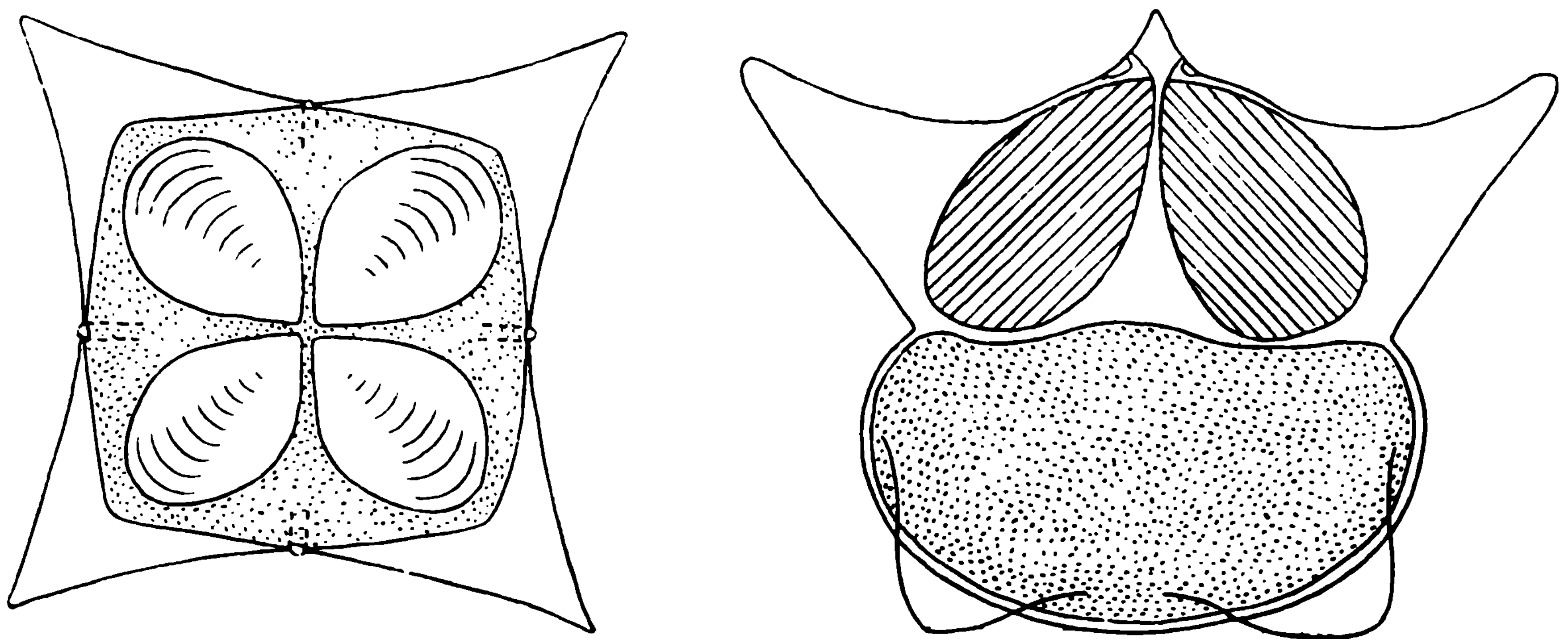


Рис. 4. Споры Kudoa kabatai (из Kabata, 1960).

Описание этого вида нуждается в доработке, поскольку точно неизвестен характер вегетативных форм, число витков полярных нитей, положение вальвагенных ядер. Тем не менее, уже известные особенности спор этого вида настолько своеобразны, что позволяют отличить его от всех других видов *Kudoa* (Kabata, 1960). Это заставляет нас признать самостоятельность данного вида, считать его новым и присвоить ему имя Кабаты — *Kudoa kabatai.*

4. **Kudoa alliaria** Schulman et Kovaljova nov. sp. (рис. 5)

Хозяева: путассу — *Micromesiscius australis*, нототения рамзай — *Notothenia ramzay*, нототения конина — *N. conina*, макруронус — *Macruronus magellanicus.*

Локализация: мускулатура.

Места находок: Атлантический океан (Фолклендско-Патагонский шельф).

Вегетативные формы: многочисленные плазмодии, в которых образуются от 1 до 8 спор. Все они окружены общей соединительнотканной оболочкой хозяина, называемой «цистой». Белые и желтые длинные веретеновидные цисты размером у нототении 3,5—6,0 × × 0,6—1 мм, у путассу до 10 × 3—5 мм. Они содержат огромное количество спор.

Споры имеют форму луковицы или чеснока, вершины створок закруг-

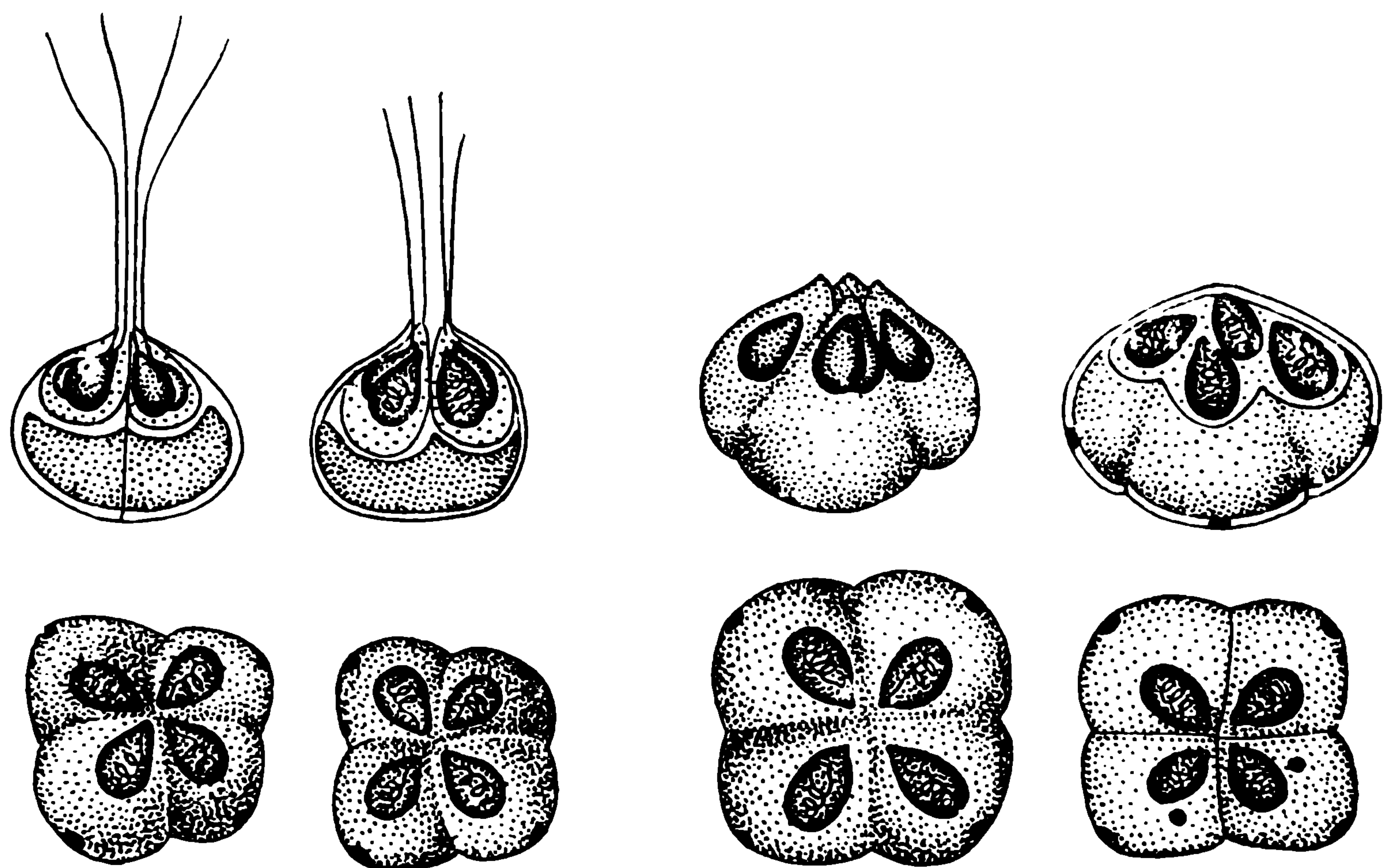


Рис. 5. Споры Kudoa alliaria.

лены, задний конец споры закруглен, передний закругленный конец слегка возвышается в центральной части, где открываются полярные капсулы. Полярные капсулы более или менее округлые, полярные нити образуют 3—3,5 витка.

Вальвагенные ядра расположены на вершинах створок. Споры из путассу несколько крупнее, чем споры от нототении (табл. 2). Однако, эти различия скорее всего связаны с различными условиями существования у разных хозяев.

Таблица 2

Размеры спор (в мкм) *Kudoa alliaria* **из разных хозяев**

Размеры	Путассу	Нототения рамзай
длина споры	7—8	6.3—7.4
толщина споры	8—9	6—6.3
ширина споры	9—10	6.3—7.4
длина полярных капсул	2.4×1.8	2.1—2.6×2
длина полярной нити	9.5—10.6	—

Данный вид наиболее близок к *K. clupeidae*, однако отличается от него отсутствием ясно выраженнего выступа посередине переднего полюса споры, иным положением вальвагенных ядер и значительно большими размерами. Это заставляет нас считать данный вид новым и присвоить ему имя *K alliaria* nov. sp.

В Атлантическом океане этот вид дает высокую зараженность 4 видов рыб Фолклендско-Патогонского шельфа.

5. **Kudoa nova** Najdenova, 1975 (рис. 6)

[(СИН. *KUDOA QUADRATUM* THELOHAN 1895 PART.; *K. CLUPEIDAE* (HAHN, 1917 PART.; *CHLOROMYjUM CLUPEIDAE* HAHN, 1917; *KUDOA* sp. DOLFUS, 1955; *KUDOA* sp. ALDRIN, 1962)

Хозяева: серебристый пагель — *Pagellus acarne*, тунцы — *Thunnus obesus*, *Euthunnus alleteratus*, ставриды — *Trachurus trachurus*, *T. picturatus*, *T trecae*, *T mediterraneus ponticus*, луфарь — *Pomotomus saltatrix*, бычки — *Neogobius cephalaris*, *N. fluviatilis*, *N. melanostomus*, *N. platyrostris*, *N. ratan*, *N. syrman*, *Proterirhinus marmoratus*, *Knipo-*

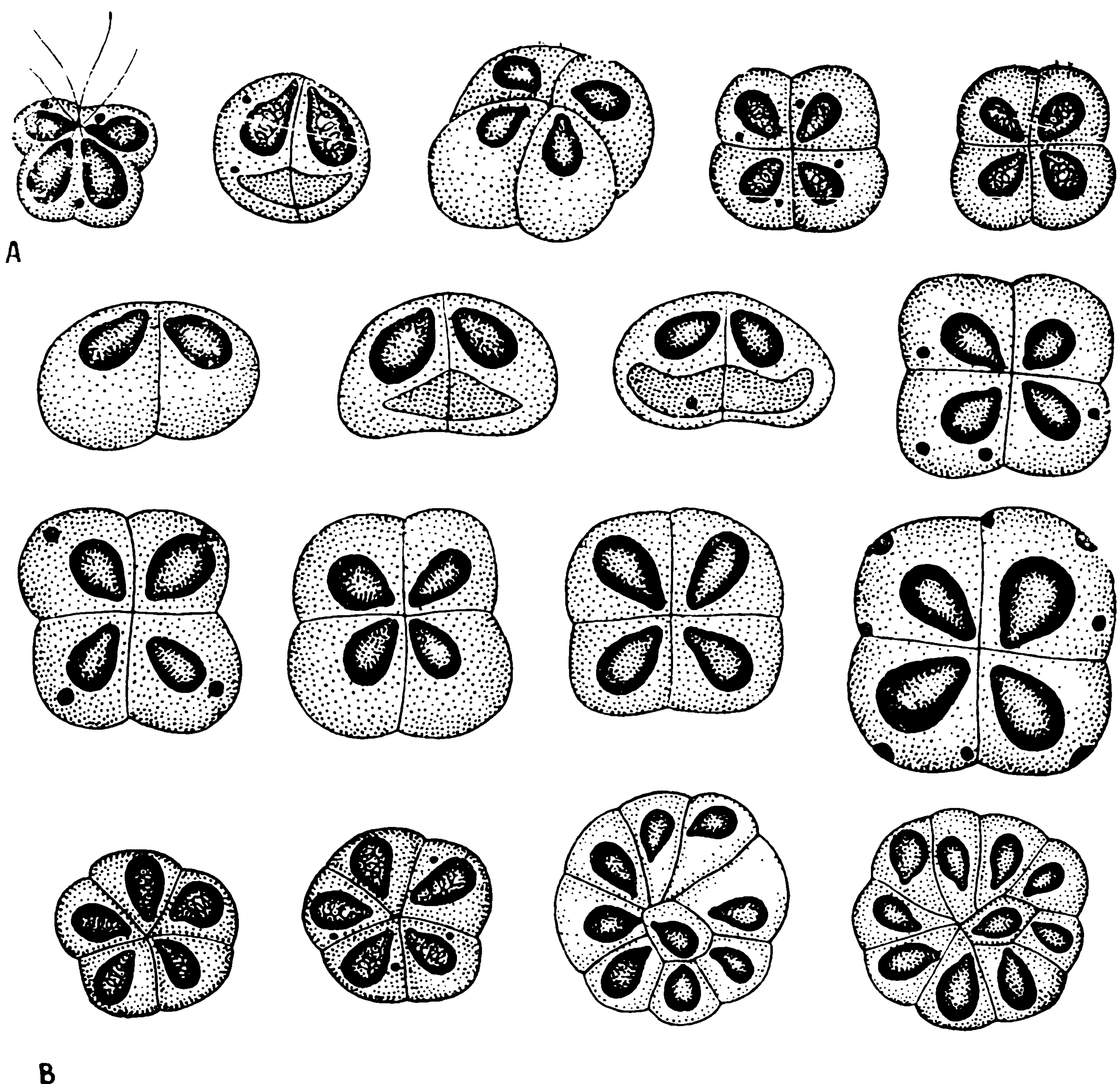


Рис. 6. Споры Kudoa nova:
А — живые споры; *Б* — споры, расплющенные в препарате; *В* — атипичные споры.

witschia longicaudata, *Pomatoschistus microps leopardinus*, *Gobius niger*, *G. ophiocephalus*, зубан большеглазый — *Dentex macrophtalmus*. Локализация: мускулатура.

Места находок: Атлантический океан (Гвинейский залив, экваториальная часть открытого океана, побережье Испанской Сахары, Марокко), Средиземное море (побережье Франции и Италии, район Неаполя), Черное море (Каркинитский залив, бухты Севастополя), Керченский пролив, Азовское море.

Вегетативные формы: многочисленные плазмодии, в которых образуются от 1 до 8 спор, окруженные общей соединительно-тканной оболочкой хозяина. Образуемые белые «цисты» округлые или овальные. Размеры их у разных хозяев варьируют: у *Pagellus acarne* 2—7 × × 1—2,5 мм, у обыкновенной ставриды, луфаря и тунца 2—2,4 × × 1,8—2,5 мм, у бычков 1—2 × 0,3—0,5 мм. Цисты располагаются между волокнами и окружены тонкой соединительнотканной капсулой хозяина, в них образуется огромное количество спор.

Споры с закругленным задним и передним концами, вершины створок округлые. Полярная нить. Вальвагенные ядра расположены около швов. Длина споры 5,3—6,5, ширина (диаметр в плоскости шва) 7,5—8, толщина (диаметр в плоскости полярных капсул) 8,5—9,8, длина полярных капсул 2,7—3,2, их диаметр 2 мкм. Длина нити 5,5—6,4 мкм.

Данный вид очень близок к *K. clupeidae*, отличаясь от него отсутствием ясно выраженного выступа на переднем конце споры, большей закругленностью переднего полюса, а также несколько меньшими раз-

мерами спор. От *K. alliaria* он отличается расположением вальвагенных ядер и отсутствием витков у полярной нити.

Для этого вида характерна очень большая изменчивость в отношении числа створок и полярных капсул. Так например, у ставриды 3%, а у *Pagellus acarne* 5% спор пятистворчатые. В некоторых случаях число створок и полярных капсул достигает еще большей цифры (до 9).

Другая особенность данного вида — широкий круг самых разнообразных хозяев. Это, в свою очередь, обусловило и широкое распространение его от Гвинейского залива вдоль побережья Северной Африки в Средиземное море и, в конечном итоге, в Черное и Азовское моря, куда он, очевидно, проник вместе со ставридой.

6. **Kudoa clupeidae** (Hahn, 1917) (рис. 7)

[(СИН. *CHLOROMYXUM* sp. AUERBACH, 1910; *CH. CLUPEIDAE* HAHN, 1917; *KUDOA CLUPEIDAE* MEGLITSCH, 1947)]

Хозяева: сельдь атлантическая — *Clupea harengus*, помолобус — *Alosa pseudoharengus*, синеспинка — *A. aestivalis*, медиокрис — *A. mediocris*.

Локализация: мускулатура.

Места находок: Атлантический океан (залив Мэн, Вудс-Холл, Северная Каролина).

Вегетативные формы: веретеновидные «цисты» белого или кремового цвета, лежащие между мускульными волокнами, длиной 1—2 мм, окружены тонкой соединительно-тканной оболочкой хозяина.

Споры округлые. Задний конец створок закруглен, передний конец несколько уплощен и имеет вырост посередине, благодаря чему по бокам от этого выроста образуются небольшие площадочки. Это отличие его от *K. nova* не было обнаружено предыдущими исследователями, благодаря чему *K. clupeidae* превратился в сборный вид, куда относили широко распространенного *K. nova*. Соответственно *K. clupeidae* приписывался широкий круг хозяев и широкое распространение. По-видимому, ареал *K. clupeidae* ограничивается Северо-Американским побережьем Атлантического океана, а круг хозяев — сельдевыми. Вальвагенные ядра расположены около шва, длина споры 4—5,3, ширина (диаметр в плоскости шва) 4,2—5, толщина (диаметр в плоскости капсул) 6,3—7,5, длина полярных капсул 1,5—2,6 мкм.

Этот вид вызывает эпизоотию и даже гибель у молоди *Clupea harengus*.

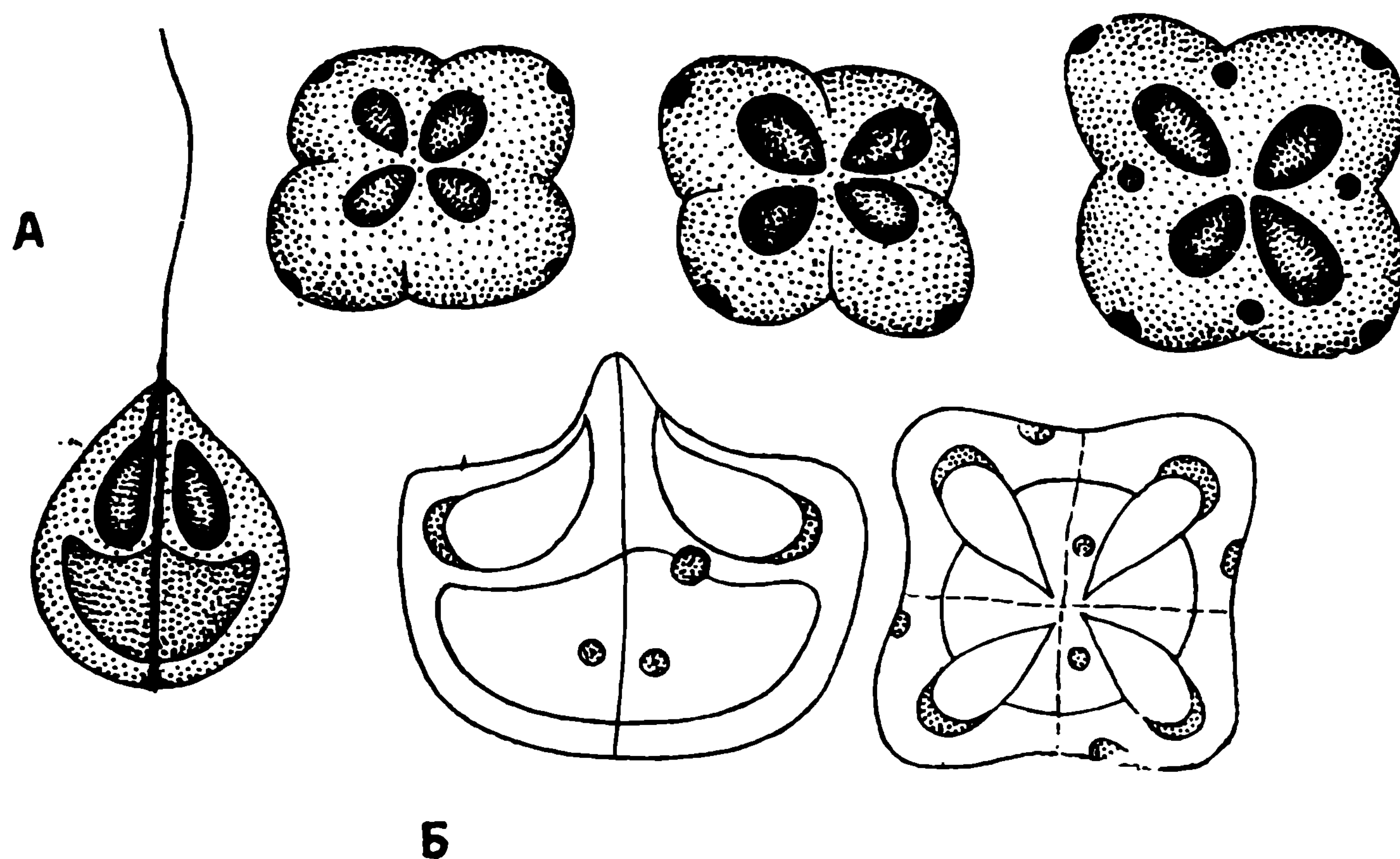


Рис. 7 Споры Kudoa clupeidae (*Б* — из Meglitsch, 1947)

7. **Kudoa rosenbuschi** (Gelormini, 1944) (рис. 8)

[(СИН. *CHLOROMYXYM ROSENBUSCHI* GELORMINI, 1944; *KUDOA ROSENBUSCHI* SZIDAT, 1966)]

Хозяин: патагонская мерлуза или хек — *Merluccius hubbsi.*

Локализация: мускулатура.

Места находок: Атлантический океан (Фолклендско-Патагонский шельф).

Вегетативные формы: «цисты» желтого, коричневого или черного цвета размером от 1 до 4 мм $\times$ 0,5—1 мм покрыты соединительной тканью хозяина, расположены между мышечными волокнами. Более старые цисты окружены пигментными клетками.

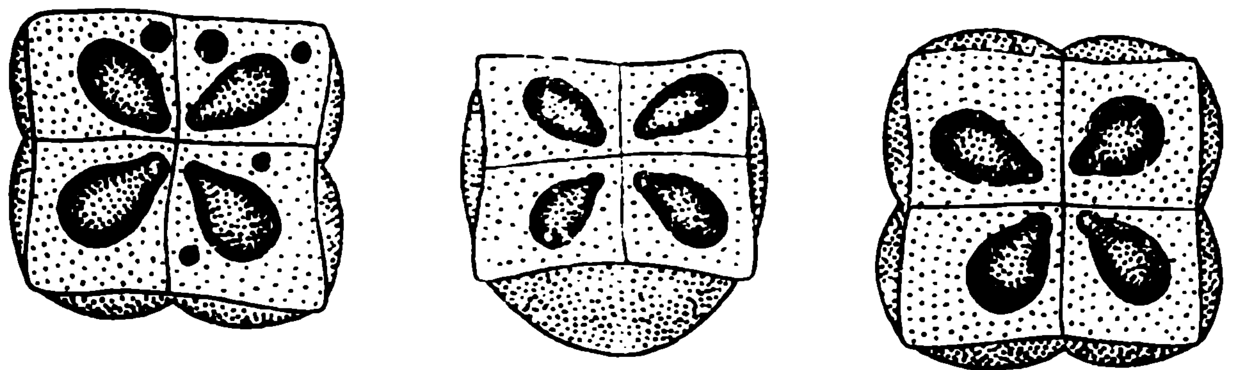


Рис. 8. Споры Kudoa rosenbushi.

Споры округлые; створки с округлыми вершинами, несколько уплощенными на переднем полюсе споры, благодаря чему здесь образуется четырехугольная площадка. Вальвагенные ядра расположены около швов. Задний конец споры закруглен. Полярная нить образует 2 витка. Длина споры 6—7, ширина (диаметр в плоскости шва) 5,5, толщина 6,5, длина полярных капсул 2,7—3 мкм.

Вид широко распространен в районе Фолклендско-Патагонского шельфа, периодически вызывает здесь эпизотию мерлузы.

8. **Kudoa quadratum** (Thélohan, 1895) (рис. 9)

[(СИН. *CHOLOROMYXUM QUADRATUM* THÉLOHAN, 1895; *KUDOA QUADRATUM* (THÉLOHAN, 1895) MEGLITSCH, 1947)]

Хозяева: керчак — *Myoxocephalus scorpius*, *Syngnathus acus*, обыкновенная ставрида — *Trachurus trachurus*, *Entelurus olquereus*, *Calyonimys lyra*, *Julis vulgaris.*

Локализация: мышцы.

Места находок: Атлантический океан — европейское побережье (Конкарно, Росков, Хальдер), Средиземное море (Марсель), Белое море (Кандалакский залив).

Вегетативные формы расположены в беловатых овальных цистах. Споры приближаются по форме к четырехугольной пирамиде. Их передний полюс, закруглен, с заметным выступом посередине. Задний полюс расширен и уплощен. Вершина каждой створки у заднего полюса несколько сужена и оттянута. Вальвагенные ядра расположены вблизи шва. Полярные капсулы одинаковой величины. Длина споры 6—7 мкм (по нашим данным 4,3—5,3), ширина (диаметр в плоскости шва) около 5 (по нашим данным 5,3), толщина (диаметр в плоскости капсул) 7,4 (только по нашим данным); длина полярных капсул 2 мкм (по нашим данным 1,5—2,1); длина полярной нити 8—10 мкм (по нашим данным 6,4—8,5).

Наши измерения несколько отличаются от данных предыдущих авторов, по которым длина споры превышает толщину. Судя по рисункам Телоана (1895), это не соответствует действительности. Возможно,

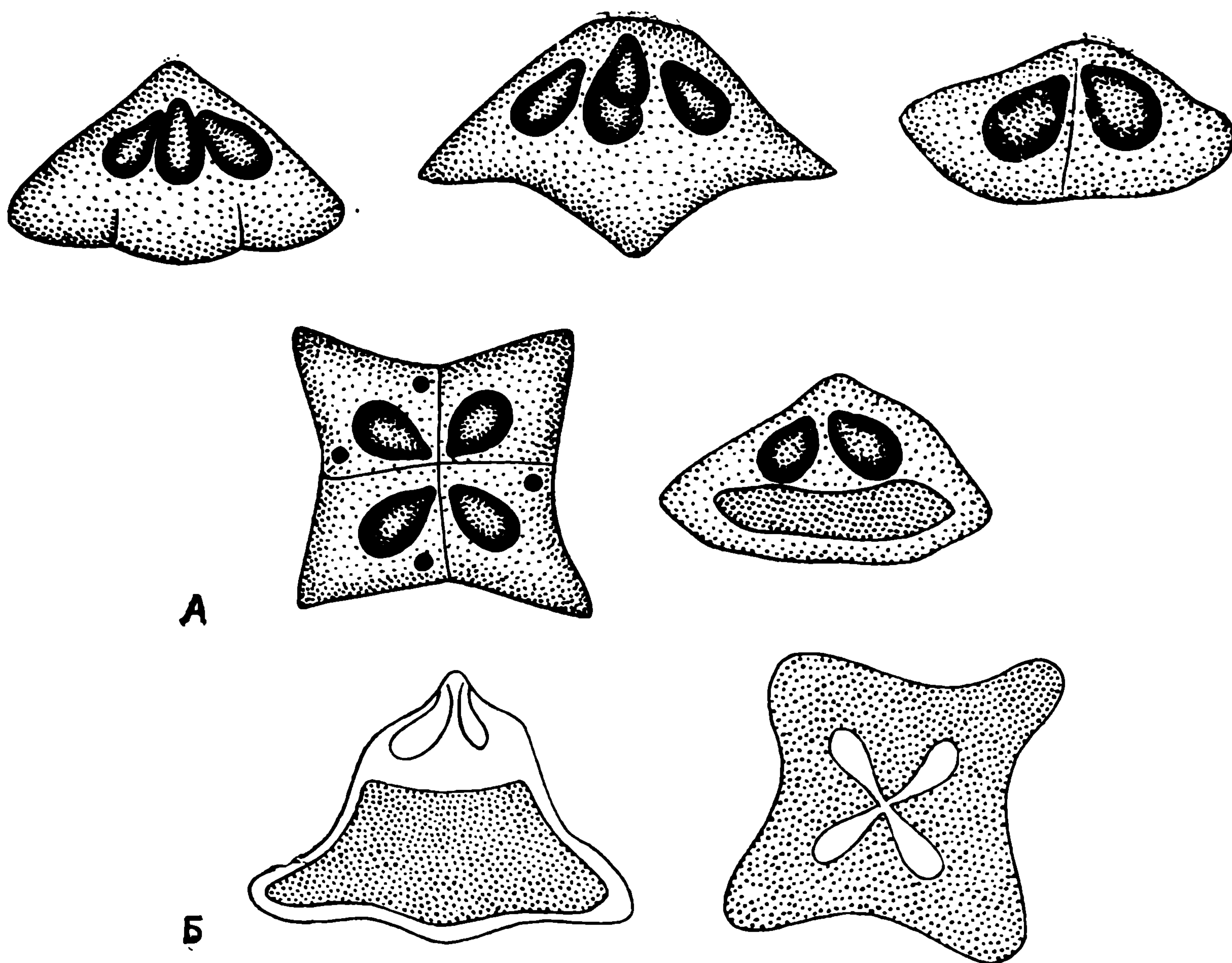


Рис. 9. Споры Kudoa quadratum (*Б* — из Thèlohan, 1895)

что под длиной споры подразумевалась толщина. Правдоподобие этого предположения вытекает не только из анализа рисунков предыдущих авторов, но и из наших данных.

9. **Kudoa insolita** Schulman et Kovaljova, nov. sp. (рис. 10)

Хозяин: сериола — *Seriola dumerli.*

Локализация: мышцы.

Места находок: Антлантический океан — северо-восточная часть (Португальский шельф у Бискайского залива).

Вегетативные формы расположены в беловатых «цистах». Споры с несколько уплощенным задним и суженным, слегка заостренным передним полюсом. Вершины створок уплощены. Створки, соеди-

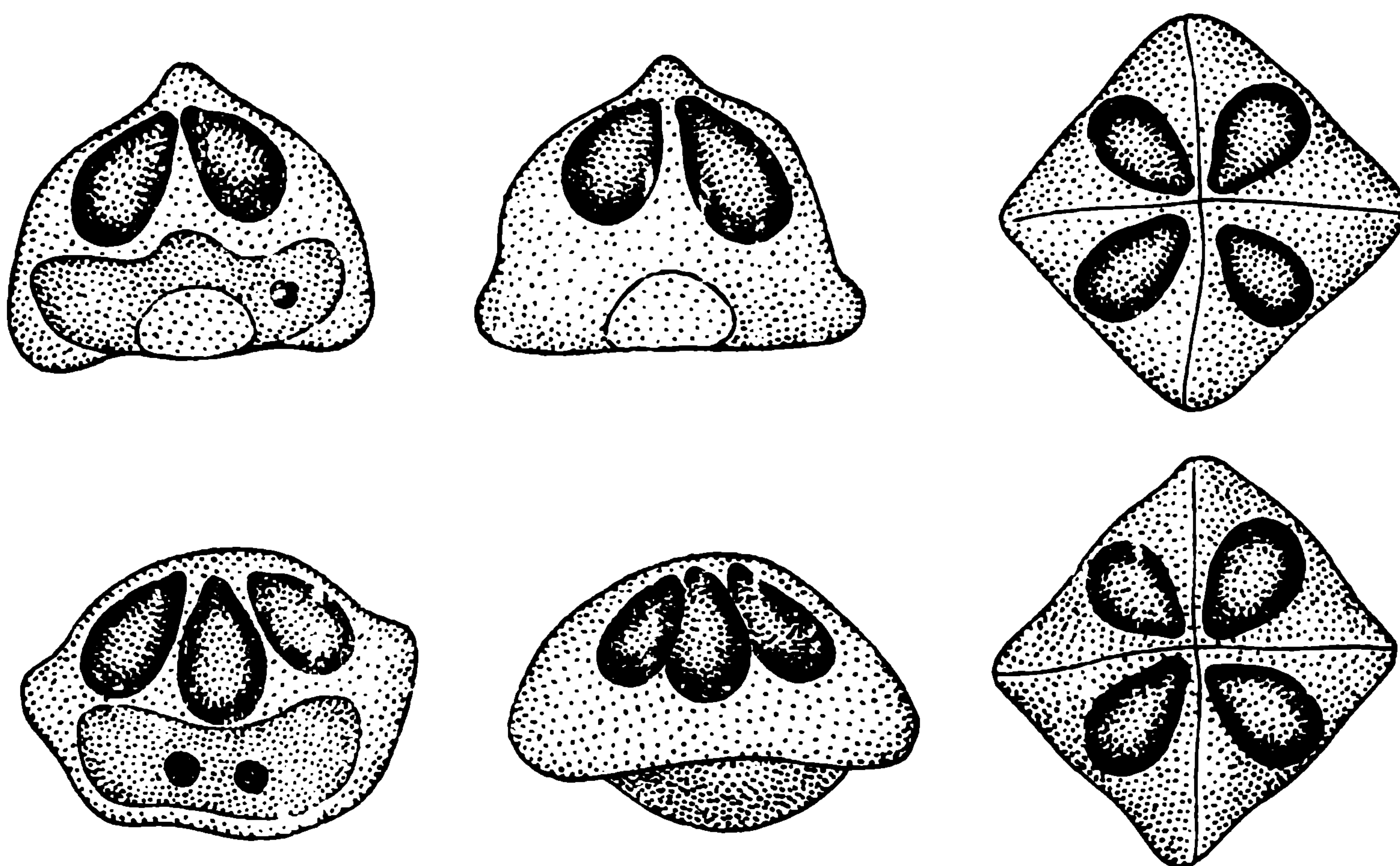


Рис. 10. Споры Kudoa insolita

няясь друг с другом, образуют прямой угол, который можно ошибочно принять за вершину створки. Диаметр споры в плоскости шва больше диаметра в плоскости полярных капсук. Вследствие этого полярные капсулы доходят до вершин створок. Вальвагенные ядра расположены вблизи швов. Длина споры 4,2—5,3, ширина (диаметр в плоскости шва) 6,4—7,5, толщина (диаметр в плоскости полярных капсул) 5,3—6,4; длина полярных капсул 3,2—3,7, их диаметр 2 мкм.

Данный вид существенно отличается от всех известных представителей *Kudoa* уплощенной вершиной створок и тем, что ширина споры превышает толщину. Это дает нам основание считать его новым.

10. **Kudoa funduli** (Hahn, 1915) (рис. 11)

[СИН. *CHLOROMYXUM FUNDULI* HAHN, 1915; *KUDOA FUNDULI* (HAHN, 1915); MEGLITSCH, 1947; *KUDOA* sp. BULLOCK, 1958)]

Хозяева: *Fundulus heteroclitus*, *Fundulus* sp., *Pseudopleuronectus americanus* (?)

Локализация: мышцы, плавники.

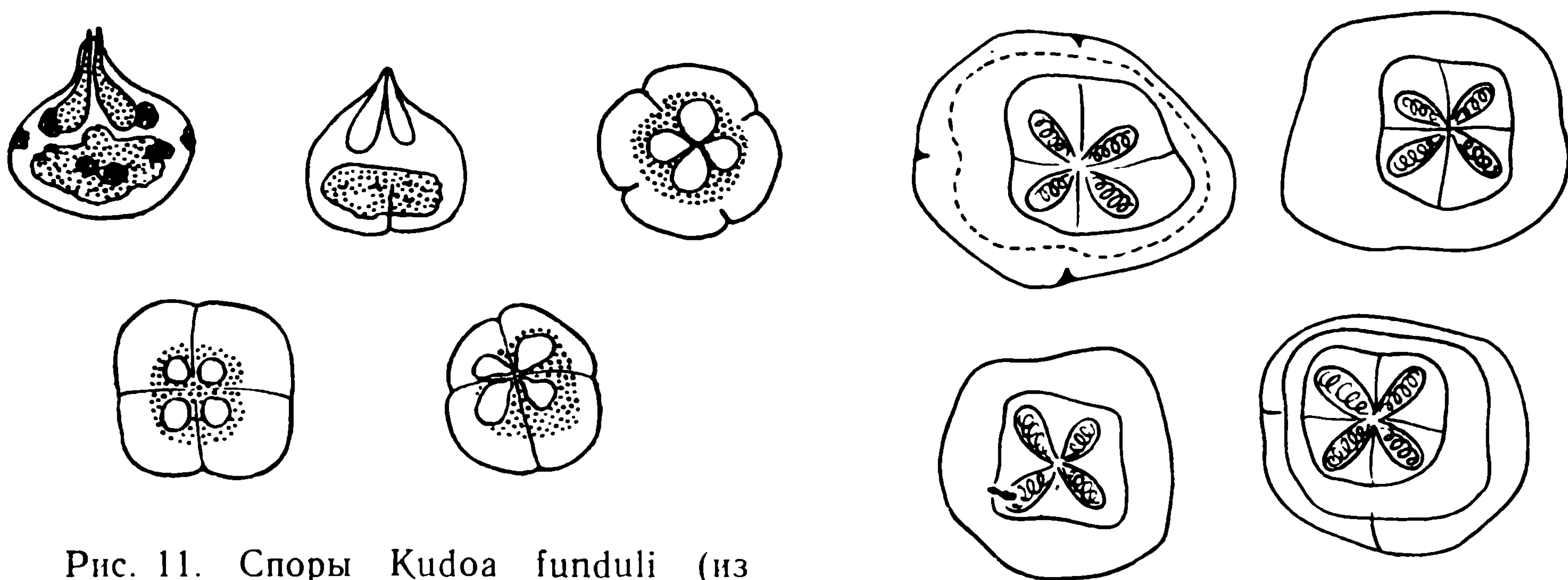
Места находок: Атлантический океан, северо-американское побережье (Вудс-Холл).

Вегетативные формы расположены в беловатых удлиненных «цистах», идущих параллельно мышечным волокнам, размером 0,25—0,5 мм × 2—3 мм. В плавниках цисты овальные или округлые. Вокруг них образуются скопления несколько увеличенных хроматофоров хозяина. Диаметр цисты — 0,75 мм.

Споры с округлыми створками. Задний конец споры закруглен; закругленный передний конец имеет посреди хорошо выраженный выступ, к которому сходятся передние концы полярных капсул. Вальвагенные ядра расположены вблизи швов. Полярные капсулы одинаковой величины.

Размеры: длина споры 8,4; ширина (диаметр в плоскости шва) 6,7; толщина (диаметр в полости полярных капсул) около 7—8; длина полярных капсул 3,3, их диаметр — 1,5 мкм.

Этот вид очень близок к *K. clupeidae* и *K. nova*. Отличается от обоих видов бóльшими размерами спор. Кроме того, споры *K. funduli* отличается от спор *K. nova* наличием ясно выраженного выступа по середине переднего полюса, благодаря чему по бокам от выроста имеются небольшие площадочки. От *K. clupeidae*, *K. funduli* отличается еще тем, что центральный вырост на переднем полюсе споры выражен сильнее, а площадочки по бокам этого выроста соответственно выражены слабее.



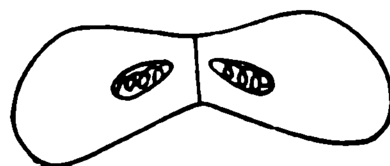


Рис. 11. Споры Kudoa funduli (из Meglitsch, 1947).

Рис. 12. Споры Kudoa eleotrizi (из Siau, 1971).

11. **Kudoa eleotrizi** Siau, (рис. 12)

Хозяин: *Eleotris cribensis.*

Локализация: жабры.

Места находок: Атлантический океан — Гвинейский залив (Лагуна Порто-Ново).

Вегетативные формы: цисты (более подробно не указано). Споры округлые, приближающиеся к квадратным. Вершины створок закруглены. Споры сильно сплющены в передне-заднем направлении, благодаря чему передний конец уплощен, а более расширенный задний вогнут. Полярные капсулы одинаковой величины. В них заметны 3 витка полярной нити. Размеры спор точно не указаны. Сообщается только о том, что величина их варьирует от 6,5 и даже 5,5 до 8 мкм. Что подразумевается под величиной — длина, ширина или толщина — неизвестно. Длина полярных капсул — 1,6 мкм. Автор, описавший вид, указывает, что споры снабжены толстой оболочкой до 1,6 мкм. Однако не исключена возможность, что эти оболочки — остаток панспоробласта или вегетативной формы.

12. **Kudoa branchiata** Joy, 1972 (рис. 13)

Хозяин: *Leiostomius xanthurus.*

Локализация: жаберные лепестки.

Места находок: Атлантический океан — Мексиканский залив (Клэр Лайк).

Вегетативные формы: белые, удлиненные цисты, прикрепленные латерально или базально к жаберным лепесткам. Их размеры — 0,55—1,08 $\times$ 0,22—0,41 мм.

Споры округлые с закругленным задним и уплощенным передним полюсом. Вершины створок закруглены. На переднем уплощенном полюсе споры у каждой створки имеется слабо выраженный бугорок и дистально расположенный боковой выступ. Полярные капсулы одинаковой величины. Длина споры 3,38—4,85, ширина (диаметр в плоско-

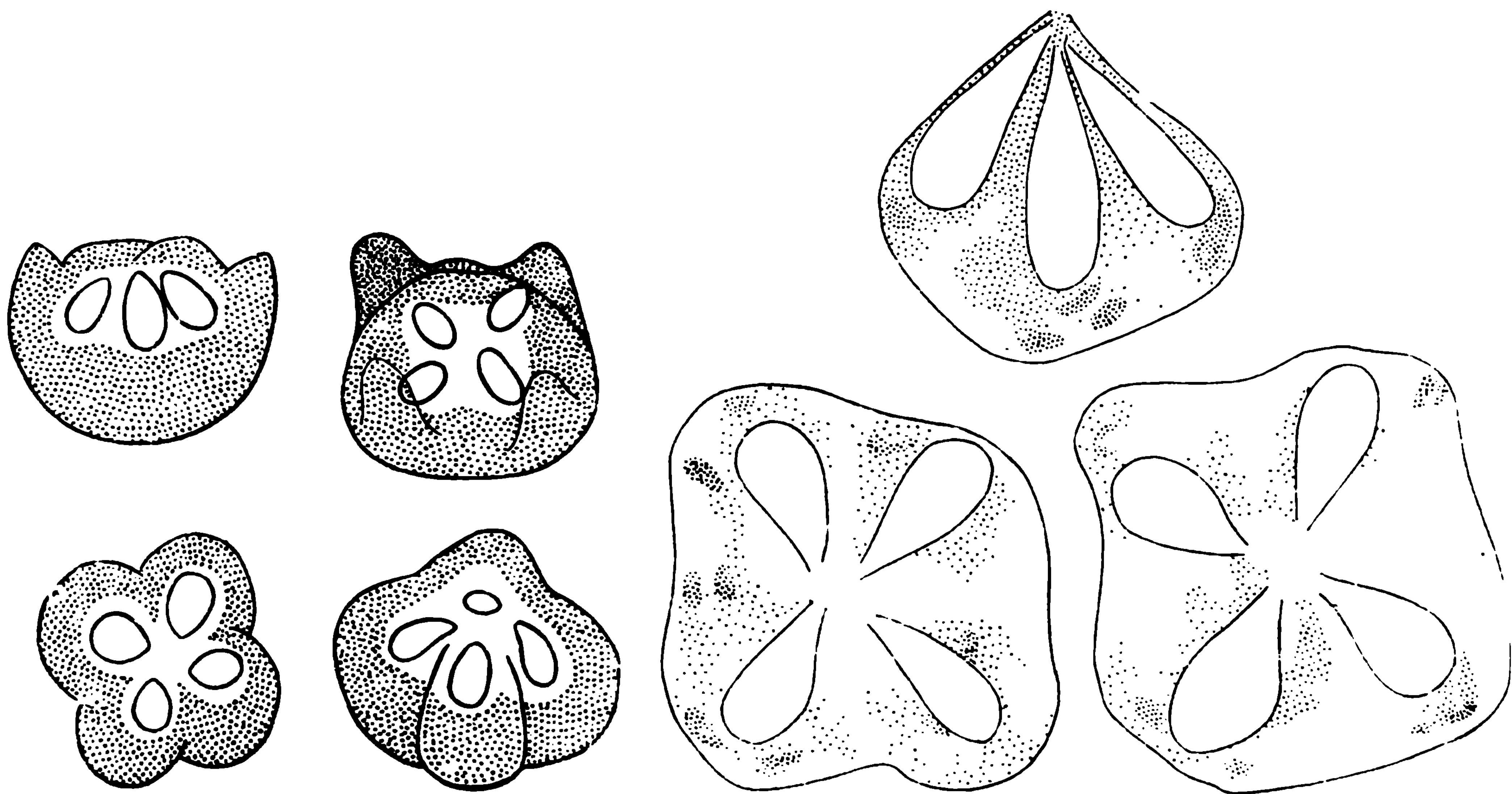


Рис. 13. Споры Kudoa branchiata (из Joy, 1972).

Рис. 14. Споры Kudoa cerebralis (из Paperna, 1974).

сти шва) и толщина (диаметр в плоскости полярных капсул) 4,36—4,85; длина полярных капсул 1,46, их диаметр — 0,9 мкм. По-видимому, толщина спор автором, описавшим этот вид, не измерялась, ибо даже по его рисунку заметно, что она превышает 5 мкм (Joy, 1979).

13. **Kudoa cerebralis** Paperna, 1974 (рис. 14)

Хозяин: *Morone saxatilis.*

Локализация: соединительно-тканная оболочка головного и спинного мозга.

Места находок: Атлантический океан — северо-американское побережье (устья рек Роппакеннок, Йорк и берег около Чимпочигне (?)).

Вегетативные формы: многочисленные споронты, в которых формируются по 2 споры. Споронты расположены внутри мелких «цист», диаметром 2,2 мм, погруженных в соединительную ткань хозяина, формирующую оболочку мозга хозяина. Внутренняя часть оболочки состоит из исчерченной эозинофильной неклеточной структуры.

Споры четырехстворчатые, с заостренным конусовидным передним полюсом и закругленным задним, сравнительно вытянутые в переднезаднем направлении. Вершины створок закруглены. Вальвагенные ядра расположены вблизи от швов. Сравнительно крупные полярные капсулы одинакового размера.

Длина споры 5,8—7,2, ширина (диаметр в плоскости шва) 4,8—5,8, толщина (диаметр в плоскости полярных капсул) 4,8—8,6; длина полярных капсул 2,6—4,7; их диаметр 1—1,8 мкм. Длина полярной нити — 10,5—13,3 мкм.

Данный вид встречается преимущественно в эстуариях, реже — непосредственно в океане.

14. **Kudoa crumena** Iversen et Van Meter, 1967 (рис. 15)

Хозяин: испанская макрель — *Scomberomorus maculatus.*

Локализация: мышцы.

Место находки: Атлантический океан — район Флориды (Майами).

Вегетативные формы: соединительно-тканные эллипсоидные образования, напоминающие цисту, расположенные между мышечными волокнами. Их размер 0,8—1,7 × 1,1—2,6 мм. В «цистах» находится большое количество спор.

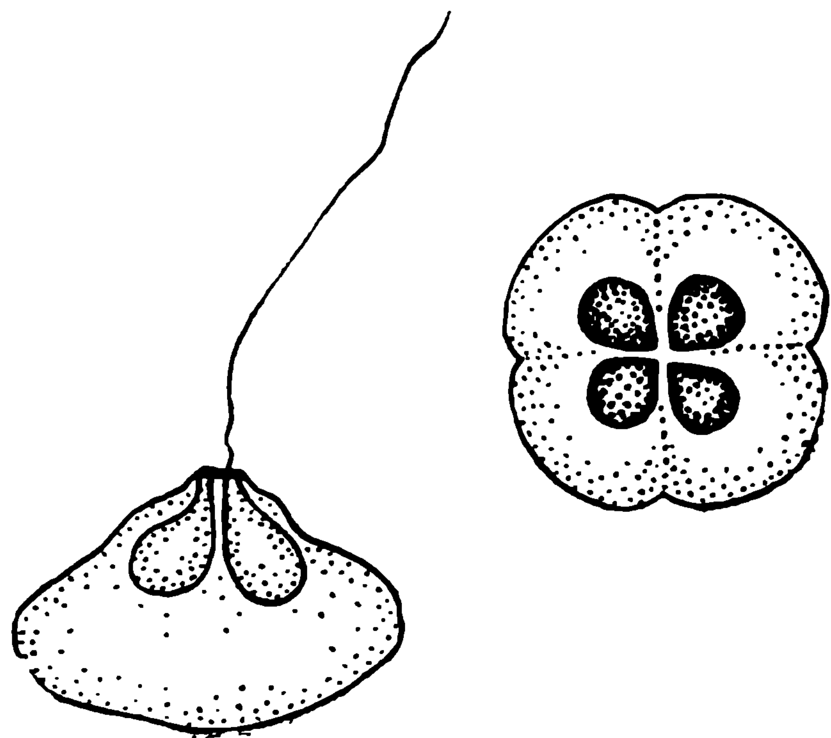


Рис. 15. Споры Kudoa crumena (из Iversen a. Van Meter, 1967).

Споры почти округлые при рассматривании в передне-заднем направлении, т. к. вершины створок закруглены. Задний конец споры закруглен, передний — сужен, благодаря чему спора при рассматривании сбоку напоминает конус со срезанной вершиной. Грушевидные полярные капсулы одинаковой величины. Полярные нити образуют несколько витков. Длина споры 6,8—8,1, ширина (диаметр в плоскости шва) 8,2—9,7, толщина (диаметр в плоскости полярных капсул) 9,3—10,4, длина полярных капсул 3,2—4.6, их диаметр 2,1—2,9 мкм. Длина полярной нити 11,5—23,0 мкм. Встречаются атипичные споры с 5—8 створками и капсулами.

Зараженность испанской макрели низкая (всего одна находка), однако интенсивность заражения высокая — более 100 цист.

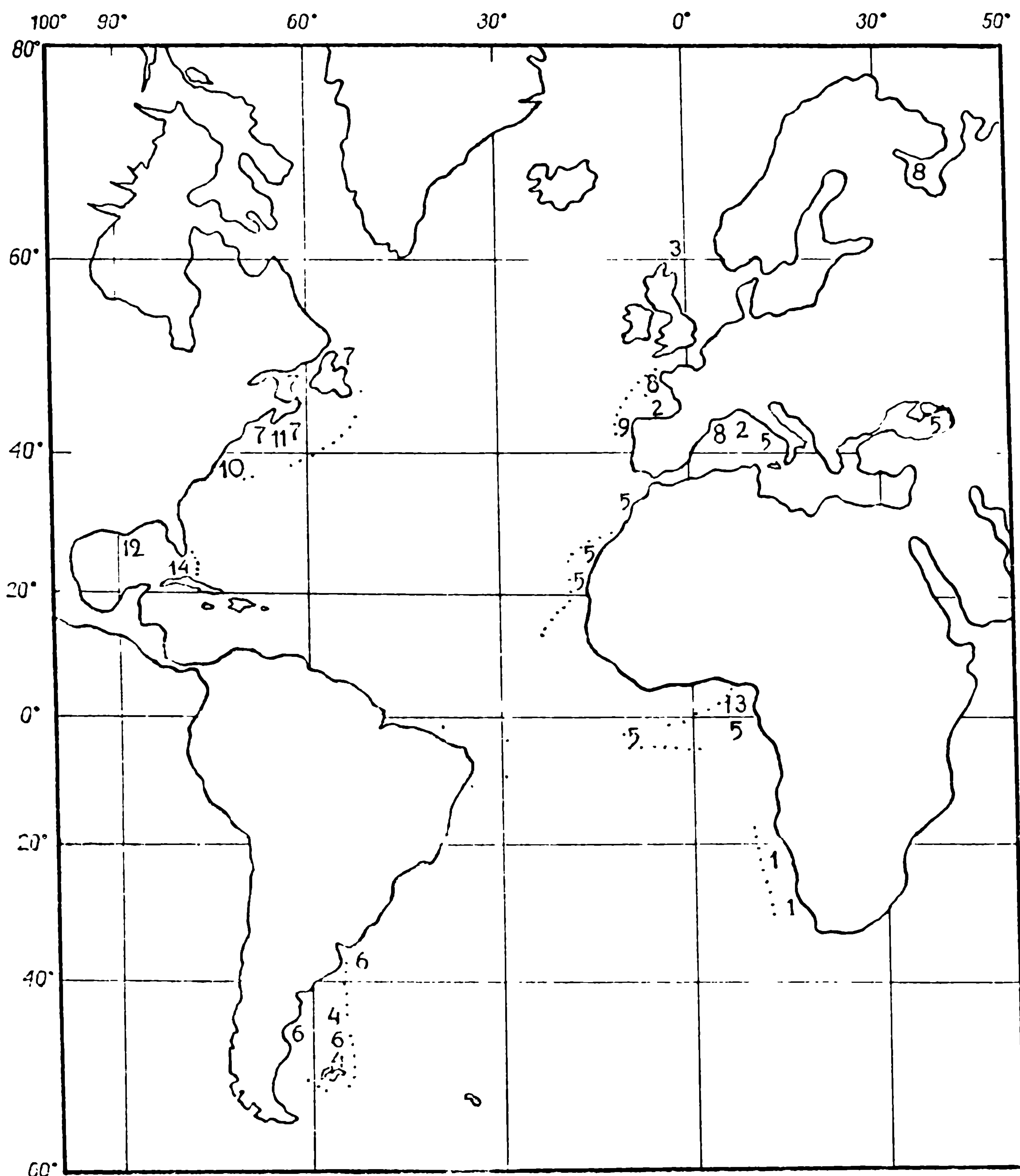


Рис. 16. Распространение миксоспоридий рода Kudoa в бассейне Атлантического океана:

1. K. thyrsitis
2. K. histolytica
3. K. kabatai
4. K. alliaria
5. K. nova
6. K. rosenbuschi
7. K. clupeidae
8. K. quadratum
9. K. insolita
10. K. cerebralis
11. K. funduli
12. K. branchiata
13. K. eleotrizi
14. K. crumena

Пунктиром обозначены районы вертикального подъема вод.

В настоящее время для рыб бассейна Атлантического океана известны 14 видов *Kudoa*. Эти виды отличаются друг от друга как ареалами, так и кругом хозяев.

K. eleotrizi, K. branchialis, K. kabatai, K. insolita, K. cerebralis, K. crumena пока отмечены для одного вида хозяина. Остальные имеют более широкий круг хозяев. *K. clupeidae* после того, как были уточнены ее морфология и систематическое положение, оказалась приуроченной к 4 видам рыб, относящихся к семейству сельдевых: *Clupea harengus, Alosa pseudoharengus, A. aestivalis, A. mediocris.*

K. alliaria указывается также для 4 видов рыб — *Nothotenia ramsay, N. conina, Micromesistius australis, Macruronus magellanicus* которые, однако, относятся к разным семействам. Еще более широк круг хозяев у других видов Kudoa. Так, *K. quadratum* даже после ревизии ее систематического положения, проведенной нами, осталась приуроченной к нескольким видам хозяев, относящихся к разным отрядам. То же самое можно сказать о *K. thyrsitis.*

Наиболее широким кругом хозяев обладает *K. nova* (20 видов рыб). По-видимому, она может паразитировать у любой морской рыбы, и определяющим моментом в заражении ею служат экологические факторы. Такое предположение по всей вероятности приложимо и к *K. thyrsitis, K. quadratum, K. alliaria.* О первостепенном значении экологических факторов свидетельствуют и некоторые другие данные. Так, *K. alliaria* встречалась только у взрослых путассу; молодь размером 10—24 см была свободна от паразитов. В районе северо-западной Атлантики, наоборот, *K. clupeidae* заражены только молодь и годовики *Clupea harengus.* В этом же районе у *Alosa pseudoharengus, A. aestivalis, A. mediocris* заражены только взрослые.

Очень своеобразно также распределение представителей *Kudoa* по акватории Атлантического океана и прилежащих морей (рис. 10). Прежде всего, *Kudoa* не встречаются в открытых частях океана. Исключение составляет лишь наличие *Kudoa nova* у некоторых видов тунцов, заражение которыми вероятнее всего. происходит в прибрежной зоне, куда они совершают свои миграции.

Почти все находки *Kudoa* приурочены к мелководью (шельфам) или близко расположенным к ним участкам.

Вдоль американского побережья Атлантики *Kudoa* оказались приуроченными к трем районам. В районе северо-западной Атлантики (банка Джорджес, Новошотландский шельф, шельф США) обнаружены *K. clupeidae, K. funduli, K. cerebralis.* В Мексиканском заливе найдены *K. branchialis* и *K. crumena.* Далее на юг простирается огромная территория, свободная от миксоспоридии рода Kudoa, и лишь в районе восточного побережья Южной Америки (Фолклендско-Патагонский шельф) в значительных количествах встречается *K. rosenbuschi* и *K. alliaria.*

Все указанные выше виды *Kudoa* приурочены к сравнительно небольшим участкам акватории. Несколько иное положение складывается вдоль восточных берегов Атлантического океана. В районе юго-западного побережья Африки широко распространена у пяти видов рыб *K. thyrsitis.* Этот вид, не имея сплошного ареала, встречается еще и в Индийском океане у берегов Австралии.

Следующие находки Kudoa по направлению к северу падают на восточную часть экваториальной Атлантики, включая Гвинейский залив. Здесь обнаружены *K. eleotrizi* и имеющая широкое распространение *K. nova.* Дальше на север *K. nova* встречается у северо-западного побережья Африки у 7 видов рыб.

Забегая вперед, отметим, что *K. nova* встречается в Средиземном море (около Неаполя), а также в Черном и Азовском морях.

В Бискайском заливе и близких к нему районах (Португальский

шельф, Бретань) обнаружены *K. histolytica*, *K. insolita* и *K. quadratum*. Из этих видов *K. histolytica* встречена еще в Средиземном море (район Марселя), а *K. quadratum* в Белом море у керчака — *Myxocephalus scorpius*.

Наконец, в Северном море севернее Абердина у *Zeugopterus punctatus* из камбаловых обнаружена *K. kabatai*.

Случайно ли такое распространение рода *Kudoa*? Если обратить внимание на их споры, то можно заметить, что у них, в отличие от большинства других морских родов, сравнительно мало приспособлений к парению. или вернее к замедленному опусканию. Следовательно, только в условиях мелководья сохраняется более или менее достаточная вероятность попадания в хозяина путем заглатывания спор. В свете этих данных становится понятным приуроченность некоторых *Kudoa* к таким придонным рыбам, как камбалы, керчаки, бычки (Gobiidae), серебристый пагель (*Pagellus acarne*) и др. Однако многие хозяева *Kudoa* — типичные пелагические рыбы, берущие пищу из толщи воды (хищники или планктофаги). Для заражения этих рыб недостаточно наличия мелководья. По-видимому, районы, в которых обнаружены *Kudoa*, характеризуются еще какой-то особенностью, способствующей заражению рыб миксоспоридиями.

Одним из внешних факторов среды, способным уменьшить скорость опускания спор или свести ее к минимуму, может служить вертикальная циркуляция вод. Этот фактор — неотъемлемое свойство функционирования системы океан-атмосфера и может рассматриваться как важнейший компонент динамики вод, определяющий различные аспекты динамики жизни в океане.

Возникновению вертикальной циркуляции вод способствует целый ряд факторов: термическое, плотностное и ветровое перемешивание, приливно-отливные явления, меандрирование течения, вихреобразования, дивергенция вод и образование фронтов между холодными и теплыми течениями. Там, где факторы или часть их проявляются наиболее мощно и длительно, там интенсивно и постоянно или квазипостоянно происходят процессы вертикальной циркуляции. При соответствующих условиях в шельфовых районах вертикальная циркуляция захватывает всю водную толщу от поверхности до дна.

Если обратить внимание на все районы Атлантики, в которых были обнаружены *Kudoa*, то окажется, что для каждого из них по тем или иным причинам характерна мощная и постоянно действующая вертикальная циркуляция вод. Рассмотрим эти районы в отдельности.

В северо-западной Атлантике вертикальному поднятию вод способствуют следующие причины: 1) меандрирование Гольфстрима и Лабрадорского течения; 2) взаимодействие местных (прибрежных) гольфстримовских и лабрадорских вод; 3) приливно-отливные явления; 4) сгонное ветровое воздействие (особенно в осенне-зимний период) на поверхностные воды, вызывающее компенсационный выход на поверхность придонных вод; 5) сезонное, термическое и ветровое перемешивание.

В Мексиканском заливе — меандрирование Гольфстрима и образование в связи с этим мощных вихрей. Приливно-отливные явления в этом районе не имеют значения.

У восточного поебрежья Южной Америки поднятие вод обусловлено следующими факторами: 1) взаимодействие вод течений Фолклендского, Бразильского и Западных ветров; 2) сгонное действие преобладающих юго-западных и западных ветров, вызывающее компенсационный выход на поверхность придонных вод; 3) сила Кориолиса (отклоняющая сила вращения земли), которая, отклоняя от берега Фолкеендское течение, вызывает компенсационный выход на поверхность придонных вод; 4) приливно-отливные явления,

У юго-западного побережья Африки: 1) юго-восточный пассат вызывает сгон от берега поверхностных вод и соответствующий ему компенсационный выход придонных вод; 2) сила Кориолиса отклоняет от берега Бенгельское течение; 3) дивергенция вод Бенгельского южного течения.

В восточной части экваториальной Атлантики вертикальному подъему способствует дивергенция вод системы пассатных течений (включая экваториальное противотечение течения Ломоносова), вызываемая рядом гидродинамических причин и поперечной неравномерностью ветрового воздействия.

У северо-западного побережья Африки: 1) северо-восточный пассат, вызывающий действие, аналогичное юго-восточному пасату у юго-западного побережья Африки; 2) сила Кориолиса постоянно отклоняет от берега Канарское течение; 3) дивергенция вод Канарского течения и Экваториального противотечения.

В Бискайском заливе: ветровое перемешивание вод и приливно-отливные явления.

В отношении Средиземного, Черного, Азовского, Северного и Белого морей можно сказать, что биология инвазированных здесь рыб обеспечивает заражение *Kudoa* и без вертикального поднятия вод.

Следует отметить, что в тех районах, где вертикальную циркуляцию вызывает сравнительно большее число факторов, зараженность рыб *Kudoa* оказывается более сильной.

Таким образом, мы находим объяснение очаговому распространению рода *Kudoa*: в подавляющем большинстве случаев эти паразиты используют вертикальное поднятие морских вод для увеличения вероятности попадания спор в рыбу. В связи с этим океанические глубины, имеющие большую протяженность, становятся для них непреодолимым препятствием. С такой точки зрения понятна еще одна особенность их распространения в Атлантическом океане: нет ни одного вида, который бы встречался одновременно на западном и восточном побережьях Атлантики. Налицо полное несовпадение фауны обоих побережий.

Интересно отметить, что виды, обладающие широким кругом хозяев, соответственно имеют и более широкое распространение. Такое проявление специфичности позволяет им не только использовать миграции хозяев, но и переходить при этом с одного вида рыбы на другой. Возможно, именно поэтому *K. quadratum* встречается в Белом море и Бискайском заливе, *K. nova* распространена вдоль побережья Африки от Гвинейского залива до северо-восточного побережья, также в Средиземном, Черном и Азовском морях; а *K. thyrsitis* обнаружена не только у юго-восточных берегов Африки, но и в Индийском океане. Что касается *K. histolytica*, специфичной только одному виду *Scomber scombrus*, то ее наличие в Бискайском заливе и Средиземном море связано с соответствующими миграциями хозяина.

Выявление вышеуказанных закономерностей позволяет нам более четко оценить эпизоотологическую ситауцию Атлантического океана в отношении заболеваний.

Мы имеем возможность точно определить районы, где существуют или где можно ожидать заболевания, вызываемые этими паразитами. Специфика паразита, его локализация в хозяине и биология хозяина, а также влияние местных экологических факторов способствуют проявлению весьма своеобразной эпизоотологической обстановки, к разбору которой мы переходим.

Наиболее серьезное заболевание, вызываемое *Kudoa*, наблюдалось в северо-западной Атлантике, в районе залива Мэн (Sindermann and Rosenfield, 1954; Sindermann, 1966). Это заболевание, носящее название «язвенной болезни сельдевых», вызывается *K. clupeidae*, встречающейся

у атлантической сельди (*Clupea harengus*), помолобуса (*Alosa pseudoharengus*), медиокриса (*A. mediocris*) и синеспинки (*A. aestivalis*).

Паразиты чаще всего располагаются в передней спинной области мускулатуры рыбы, параллельно мышечным волокнам, в виде белых или желтоватых цист веретеновидной формы, размером 1—5 мм.

Наиболее часто этим паразитом поражена сельдь младших возрастных групп, размером 7,5—12,5 см. В этот период жизни рыб заражение полностью внутримышечное и становится заметным после снятия кожи. У рыб старше года в результате прогрессирующего заболевания вокруг цист разрушается мускулатура, на их месте образуются гнойные мешочки, а затем происходит разрыв наружных покровов рыбы. Образуются характерные язвы размером до 1 см, из которых сочится некротическое вещество белого или желтого цвета. Язвы становятся местом поселения различных болезнетворных бактерий. Через раскрытые язвы созревшие споры паразита попадают во внешнюю среду, способствуя заражению других рыб.

Синдерман (1966) отмечает, что годовики атлантической сельди поражены *K. clupeidae* на 75%, а старшие возрастные группы свободны от паразитов. Зараженная рыба менее жизнеспособна, по сравнению со здоровой, и потому становится более доступным объектом для хищников.

Мы обнаружили *K. clupeidae* у взрослых помолобусов, однако никаких язв и других болезненных явлений не отмечали. Можно предположить, что для взрослых рыб *K. clupeidae* столь же мало патогенна, как и другие представители этого рода, и только у молодого еще неокрепшего организма со слабой резистентностью равновесная система паразит-хозяин нарушается в сторону сильного увеличения патогенности паразита.

Другое серьезное заболевание рыб Атлантического океана вызывает *K. thyrsitis* (Gilchrist, 1924), заражающая в районе юго-западной Африки снека (*Thyrsitis atun*), мерлузу (*Merluccius capensis*), рыбу-саблю (*Lepidopus caudatus*), сардинопса (*Sardinops ocellata*, и солнечника (*Zeus faber*).

Одноядерные плазмодии этого паразита размножаются внутри мышечного волокна, вызывая гистолиз его содержимого, в том числе и миофибрилл. В этих плазмодиях при наличии только одного вегетативного ядра образуется от одного до семи споробластов, дающих начало такому же количеству спор. Гистолиз мышечных волокон и размножение вегетативных форм паразитов носят при жизни рыбы ограниченный характер. Это, по мнению Виллиса (Willis, 1949), связано с тем, что ферменты, вызывающие автолиз тканей, у живых рыб вымываются кровью из пораженного места, а затем выводятся мочой из организма. Поскольку у погибшей рыбы этого вымывания нет, процесс автолиза, размножение плазмодиев и спорообразование после гибели рыбы резко усиливаются, что приводит в конечном итоге к почти полному разжижению тканей рыбы. По данным А. В. Лосевой (1973, 1976) в мышечной ткани зараженной рыбы образуются высоко активные пептидгидролазы, вызывающие деструкцию мышц. Гильхрист (Gilchrist, 1924) отмечает 5% поражение снека *K. thyrsitis* в районе юго-восточной Африки. Дэвис и Бейерс (Davies and Beyers, 1947) при исследовании солнечников в этом же районе установили, что тот же вид заражает 3/4 рыб. При этом 1/4 абсолютно непригодна для изготовления филе. По любезному сообщению С. Михайлина этим паразитом заражено в том же районе 3% рыбы-сабли. Мы исследовали только 7 экземпляров снека, доставленного в замороженном виде в лабораторию в январе 1973 г. Было отмечено начало гистолиза тканей в области хвостового плавника, после чего эта зараженная рыба была заморожена повторно. В течение 1973 г. она дважды размораживалась. Пер-

вый раз в июне: отмечено разжижение мускулатуры половины тела; второй раз в декабре: отмечен полный гистолиз тканей. Таким образом, данное заболевание, не причиняя видимого вреда рыбе при ее жизни, может наносить значительный ущерб при изготовлении и использовании рыбной продукции.

Весьма сильную зараженность путассу, макруронуса и нототений рамзай и конина в районе Фокклендско-Патагонского шельфа вызывает *K. alliaria*. Степень поражения путассу микооспоридиями колеблется от 70 до 100% в различных районах Фолклендско-Патагонского шельфа. Интенсивность инвазии составляет 1—56 очагов поражения. С 1970 до 1975 год ведется постоянное наблюдение над зараженностью путассу этим видом паразита, однако никаких сезонных и годовых изменений в степени заражения путассу не отмечено. Наиболее интенсивно поражены рыбы старших возрастных групп размером 40 см и более. Молодь 10—24 см оказалась свободной от паразитов.

В результате последних паразитологических анализов установлено значительное снижение новых очагов поражения. У путассу в мышцах зарегистрированы в основном цисты старой инвазии с погибшими спорами. Вместе с тем еще сохраняются и цисты с живыми спорами.

Нототения рамзай поражена этим видом паразита на 54%, интенсивность инвазии при этом невелика — 2—3 очага поражения. Поражение *K. alliaria* наблюдается у нототении конина на 10% (3—5 ачага), у макруронуса — 40%.

Существенный вред это заболевание наносит только при реализации путассу, поскольку высокие экстенсивность и интенсивность заражения настолько заметно портят товарный вид рыбы, что в ряде случаев делают ее непригодной для продажи. В то же время мы никогда не наблюдали никаких болезненных явлений даже у сильно зараженной рыбы. Поскольку образование цист не сопровождается возникновением язв или разрывом самих цист, остается непонятным способ выхода спор наружу. Более того, в ряде случаев мы наблюдали отмирание старых цист. Высвобождение спор и новое заражение рыбы, по-видимому, может происходить несколькими путями: 1) в результате канибализма; 2) при поедании зараженной рыбы гоолвоногими моллюсками, которые, захватывая добычу, отрывают куски жертвы, при этом происходит разрыв цист и высвобождение спор; 3) высокая естественная смертность хозяина, которая у путассу достигает 40—50%.

Широко известно заболевание, вызываемые *K. rosenbuschi* у мерлузы Патагонского шельфа. Впервые массовое заражение мерлузы паразитом данного вида было отмечено в 1909 году. Затем, вплоть до 1944 г. о нем нет никаких упоминаний. Джелормини (Gelormini, 1944) привел описание этого вида и дал ему название *Chloromyxum rosen-*

Таблица 3

Заражение мерлузы *Kudoa rosenbuschi*

Год наблюдений	1971	1972	1973	1973	1974	1975
Месяц наблюдений	октябрь	март—апрель	апрель	август	май	август
Количество исследованных рыб	82	850	100	750	25	450
Экстенсивность в %	10	38—52	40	3—13	40	8—12
Интенсивность (кол-во цист)	1—4 очага	1—2 до масового поражения	1—4 очага	1—3 очага	1—4 очага	1—4 очага

buschi. В 1966 году в этом же районе наблюдалась повторная вспышка данного заболевания у аргентинской мерлузы, в результате чего была забракована большая партия филе, изготовленная Аргентиной для США. По данным Шидата (Szidat, 1966) больше всего поражены прибрежные рыбы, в то время как мерлуза, отлавливаемая в открытом океане, заражена значительно слабее.

С 1971 г. нами ведется постоянное наблюдение над зараженностью мерлузы в районе Фолклендско-Патагонского шельфа (табл. 3). Наши многолетние наблюдения показали, что в районе Фолклендско-Патагонского шельфа заражение мерлузы *K. rosenbuschi* в течение года неодинаково. Самый низкий процент заражения рыб при наименьшей интенсивности наблюдается осенью (в августе—октябре), наибольший — весной (март—май). Эти колебания зараженности мерлузы, по-видимому, связаны с ее сезонными миграциями по шельфу, когда более зараженная рыба направляется из прибрежной зоны в открытые участки шельфа.

Наши многолетние наблюдения не подтверждают предположения Шидата (1966) о том, что споры *K. rosenbuschi* высвобождаются путем разрыва цист и образования язв. Возможно, этот процесс происходит аналогично таковому у путассу.

Таблица 4

Зараженность различных размерных группировок серебристого пагеля микроспоридиями *K. nova*

Размеры рыб,	Количество исследованных экземпляров	Экстенсивность заражения, %%	Интенсивность заражения, число очагов
17—18	19	52.6	1—9
18.1—19	33	66	1—137
19.1—20	39	79.5	4—300
20.1—21	36	86	3—600
21.1—22	26	80.5	1—327
22.1—23	15	80	1 — свыше 400
23.1—24	15	93.3	1 — свыше 400
24.1—25	8	все экземпляры	2—300

Серьезное поражение рыб может вызвать широко распространенный вид *K. nova*. По мнению Н. Н. Найденовой (1974), этот вид вызывает гибель самцов бычков Черного и Азовского морей на нерестилищах, приуроченных к илистым грунтам, в тот момент, когда они охраняют икру и выклюнувшуюся молодь. Неблагоприятный газовый режим и голодание способствуют, в первую очередь, масовому отходу самцов, сильно зараженных *K. nova*.

В районе Центрально-Восточной Атлантики *K. nova* поражает серебристого пагеля (*Pagellus acarne*), большеглазого губана (*Dentex macrophthalmus*), 3 вида ставрид (*Trachurus trachurus*, *T. trecae*, *T picturatus*), луфаря (*Pomatomus saltatrix*), тунцов (*Thunnus obesus*) и, по данным Алдрина (Aldrin, 1962), *Euthunnus alleteratus*. В этом районе наиболее интенсивно *K. nova* заражен серебристый пагель. Так, с февраля по апрель 1974 года по всему шельфу Испанской Сахары он был заражен от 19,5 до 65%, с интенсивностью инвазии от 1—2 очагов до массового поражения мышц. Как видно из табл. 4, его зараженность с возрастом увеличивается.

Ставрида (*Trachurus trachurus*) поражена этим видом паразита на 15—19% в зависимости от района исследований. Паразит встречается у рыбы в единичных экземплярах, и только 3% рыб имеют интенсивность инвазии 300 и более очагов поражения. Поскольку в настоящее время отмечаются единичные экземпляры ставрид, имеющие массовое поражение мышц, служить препятствием для промысла эти паразиты не могут.

Этот же паразит встречается в единичных экземплярах у других видов ставрид, тунцов и луфарей. Сильная зараженность пагеля (*Pagellus acarne*) связана с характером его питания. Он в значительных количествах поедает любую пищу со дна, а также ведет и хищный образ жизни, что, возможно, способствует аккумуляции паразита. Высокую зараженность *K. nova* ему обеспечивает также значительная естественная смертность (40%), что, как мы указывали выше, способствует передаче *Kudoa* другим рыбам.

Из трех видов ставрид, исследованных нами в этом районе, наиболее интенсивно поражена обыкновенная ставрида. Это явление объясняется совпадением плотности скоплений серебристого пагеля (источника распространения эпизоотии) и обыкновенной ставриды. В этих инфицированных водах ставрида и приобретает миксоспоридий. Вместе с тем ставрида в отличие от карася заражена значительно слабее. Это явление связано с тем, что ставрида — стайная пелагическая рыба, проводящая значительную часть жизненного цикла в придонных слоях. Карась же большую часть времени обитает непосредственно у грунта, где возможность заражения значительно выше.

Наконец, луфарь и тунцы инвазируются, по-видимому, только в результате поедания зараженной рыбы.

Проведенный нами анализ эпизоотолигческой ситуации позволяет более дифференцированно подходить к выработке мероприятий, направленных на предотвращение или уменьшение вреда, наносимого кудоозами.

Прежде всего, необходимо четко определить очаги заражения и выявить все виды инвазированных рыб. С другой стороны, желательно для некоторых видов рыб и районов выявить наиболее благоприятные с эпизоотологической точки зрения сроки вылова.

В тех случаях, когда имеет место сильная зараженность в течение всего года (путассу на Патагонском шельфе, серебристый пагель с северо-западного берега Африки), можно рекомендовать использование рыбы, потерявшей товарный вид, для технических целей. В этом случае изъятие значительного количества сильно зараженной рыбы может оказаться биологической мелиорацией и соответствующим образом улучшить эпизоотологическую обстановку данной акватории. При малой интенсивности заражения рыба пригодна в пищу. Следовательно, многих рыб (ставрида, тунец, луфарь и др. с северо-западного берега Африки; нототении и макруронус с Фолклендско-Патагонского шельфа) можно рекомендовать к использованию в пищу с выбраковкой при разделке сравнительно редких сильно зараженных экземпляров.

Наиболее усложнено использование рыбы, зараженной *Kudoa*, вызывающих автолиз мышечных тканей. Это связано с тем, что даже интенсивное промораживание лишь останавливает жизнедеятельность, но не убивает миксоспоридий. По мнению А. В. Лосевой (1973), обнадеживающие результаты может дать замораживание рыбы сразу же после вылова с последующим хранением при температуре — 16—18 °С. В дальнейшем эта рыба после быстрой дефростации может подвергнуться интенсивной термической обработке по разработанной технологии (Лосева, 1973; Лосева и Кизиветтер, 1976).

Во всех случаях следует избегать выбрасывания зараженной рыбы обратно в море.

ЛИТЕРАТУРА

Лосева А. В. Изучение причин деструкции мяса стрелозубого палтуса при обработке. — Автореферат канд. дисс. Владивосток, 1973, 30 с.

Лосева А. В. Влияние миксоспоридий на биохимические особенности мяса стрелозубых палтусов. — Изв. Тихоок.н-и инст. рыбн. хоз. и океанограф., 1976, т. 99, с. 3—7

Лосева А. В., Кизеветтер И. В. О влиянии миксоспоридий на технологические свойства мяса стрелозубых палтусов. — Изв. Тихоок. н-и инст. рыбн. хоз. и океанограф., 1976, т. 99, с. 8—10.
Найденова Н. Н. Паразитофауна рыб семейства бычковых Черного и Азовского морей. Киев, «Наукова Думка», 1974, 182 с.
Aldrin J. J. Sur une Myxosporidiose de la thonnine (Euthunnus alleteratus). Rev. elev. et med. veterin. pays trop., 1962, t. 15, № 4, p. 399—401.
Davies R., Beyers E. A protozoon disease of South African trawled fish and its routline detection by fluorescense. Nature, 1947, 159, p. 714.
Dollfus R. Cnidosporidie chez un thon Thunnus thunnus (L.) de l'Atlantique marocain. Soc. des Sci. Natur. et Physic du Maroc., 1955, v. 5, p. 92—95.
Gelormine N. Un muevo parasito de la merluza. Univ. Buenos-Aires Rev. Fac. Agron. Vet., 1944, t. 10, № 3, p. 458—463.
Gilchrist J. D. A protozoon parasite (Chloromyxum thyrsitis sp.n.) of the Cape seefich, the «snoek» (Thyrsitis atun). Trans. Roy. Soc. S. Africa., 1924, v. 11, p. 263—273.
Hahn C. W. Sporozoon parasites of certain fishes in the vicinity of Woods Hole, Massachusetts. Washington D.C. Bull. U.S.Fish. Comm. 1915, v. 33 (1913), p. 193—214.
Hahn C. W. On the Sporozoon parasites of the fishes of Woods Hole and vicinity. III. On the Chloromyxum clupeidae of Clupeus harengus (Young), Pomolobus pseudoharengus (Young) and P. aestivalis (Young). J. Parasitol., v. 4, № 1, p. 13—20.
Iversen E. S., Van Metter N. N. A new Myxosporidian (Sporozoa) infecting the Spanish mackerel. Bull. Marine Sc., 1967, v. 17, № 1, p. 268—273.
Joy J. E. A new species of Kudoa (Myxosporoidea, Cloromyxidae) from the Spot, Leostomius xanthurus Lacépède in Clear lake, Texas. J. Parasitol., 1967, v. 19, № 2, p. 264—268.
Kabata Z. On two myxosporidian parasites of marine fishes, including one new species (Ceratomyxa tenuispora). Ann. and Mag. Natur. History, 1960, v. 3, № 29, p. 305—308.
Paperna I, Zwerner D. E. Kudoa cerebralis sp.n. (Myxosporoidea, Chloromytidae) from the stripped Bass, Morone saxatilis (Walbaum). P. Parasitos., 1974, v. 21, № 1, p. 15—19.
Perard C. Sur une maladie du maquereau (Scomber scomber L.) due a une Myxosporidie) Chloromyxum histolyticum n. sp. C. R. Acad. Sci., 1928, v. 186, p. 108—110.
Priebe K. Über das Vorkommen von Myxosporiedien — Pseudocysten in der Musculatur vom südatlantishen Seehecht (Merluccius capensis). Arch. Lebensmittelhyg. Hannover, 1967, Bd. 18, № 9, S. 202—204.
Siau Y. Myxosporidies de Synodontis ansorgii Boulenger Ann et Magnh. 1911 et de Eleotris (Kribia) kribensis Boulenger 1964, poissons des eaux somâtres de lagune de Porto novo (Dahomey). Bull. Soc. Zool. France, 1971, t. 96, № 4, p. 563—570.
Sindermann C. J. Diseases of marine fishes. Adv. Mar. Biol., 1966, v. 4, 89p.
Sindermann C. J., Rosenfield A. Diseases of fishes of the Western North Atlantic. I. Diseases of the sea herring (Clupea harengus). Res. Bull. Dep. sea shore. fish., 1954, v. 18, p. 23.
Szidat L. Estudios sobre el Desarollo y la biologia de esporozoos parasitos de la merluza (Merlucius hubbsi Marini) Kudoa rosenbuschi (Gelormini) Szidat. Direcc. Gener. Resoa Conserae cion Fauna, 1966, 8 p.
Thélohan P. Recherehes sur les Myxosporidie. Bull. Sci. Fr. Belg., 1895, t. 26, p. 100—394.
Willis A. G. On the vegetative formes and life history of Chloromyxum thyrsitis Gilchrist and its doubtful systematic position. — Austr. Journ. Sci. Res., Ser. 3., 1949, v. 2, № 4, p. 379—390.

ЗООГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ МИКСОСПОРОДИЙ ЮЖНЫХ ВОДОЕМОВ СССР

З. С. Донец

Ценность паразитологических данных для зоогеографии неоднократно подтверждалась исследованиями паразитологов экологического профиля (Догель, 1945, 1947; Догель, Гвоздев, 1945; Догель, Ахмеров, 1946; Догель, Боголепова, Смирнова, 1949; Гвоздев, 1945; Гвоздев, Агапова, 1960; Петрушевский, Бауер, 1948; Бауер, 1948, 1950; Шульман, 1950, 1954а; Мамаев, Ошмарин, 1963; Османов, 1965, 1971; Джалилов, 1966; Гаврилова, 1968 и др.) и в настоящее время не нуждается в доказательстве. Особенно много работ в области изучения паразитов рыб. Однако полезность этих данных в ряде случаев лимитируется слабой изученностью систематики и географического распространения самих паразитов, поэтому на каждом новом этапе их изучения возникает необходимость в пересмотре старых взглядов и более глубоком зоогеографическом анализе.

Подобный анализ ихтиопаразитофауны пресных вод СССР был проведен С. С. Шульманом (1958), показавшим, что зоогеографическое районирование пресных вод СССР по паразитам рыб в основном совпадает с районированием Л. С. Берга (1949). При этом различия в паразитофауне рыб отдельных районов иногда выражены значительно сильнее, чем различия в их ихтиофауне. Однако, как справедливо отмечает Г В. Никольский (1951), а для паразитов рыб В. Я. Трофименко (1969), более дробное деление зоогеографических регионов, предложенных Л. С. Бергом, нецелесообразно. Поэтому последующие работы по паразитам рыб сводились в основном к уточнению границ этих регионов и их фаунистических характеристик.

Дальнейшее развитие зоогеографии свободноживущих организмов пошло по пути выявления в фауне однородных фаунистических группировок, возникших на той или иной территории или акватории. Этим группировкам Б. К. Штегман (1938), первый предложивший такой метод изучения птиц, дал название «типы фаун», а Г В. Никольский (1947, 1951, 1953, 1956) для рыб — «фаунистические комплексы».

По мнению Г В. Никольского, фаунистическим комплексом, который он расматривает как основную единицу современного зоогеографического анализа, является «группа видов, связанных общностью своего географического происхождения. т. е. развитием в одной географической зоне (в понимании Л. С. Берга), к условиям которой виды, слагающие этот комплекс, и приспособлены» (Никольский, 1953, стр. 66).

Хотя А. К. Рустамов (1963) считает более подходящим термином не «фаунистический комплекс», а «тип фауны», нам кажется, что терминология Г В. Никольского более соответствует действительности. Рассматривая определенную фаунистическую единицу, хорошо адаптированную к определенным конкретным условиям, мы в большинстве случаев не можем ручаться за то, что сложившаяся здесь фауна не имеет гетерогенного происхождения. Более того, в отношении одной из самых молодых группировок, например, арктической, мы твердо знаем, что она сложилась, по крайней мере, из двух групп. То же наверняка не исключено для более древних фаунистических единиц, только в этом

случае их гетерогенность труднее уловима. Следовательно, правильнее рассматривать ее как гетерогенную группу, адаптировавшуюся к определенным конкретным условиям. Соответственно эту единицу правильнее обозначить термином «комплекс».

Применение подобного метода в паразитологии задержалось в силу слабой изученности экологии паразитов. В 1955 г. А. В. Гусев применил его при изучении фауны амурских моногеней; в 1963 г. В. А. Ройтман — при анализе гельминтофауны р. Зеи; а в 1964 г. Ю. А. Стрелков и С.С. Шульман — при анализе всей паразитофауны рыб Амура. В этом же году, а затем в 1967 г. нами была предпринята попытка изучения фаунистических комплексов миксоспоридий водоемов УССР. В дальнейшем метод фаунистических комплексов очень успешно использовал В. Я. Трофименко (1969) при исследовании гельминтофауны рыб пресных вод азиатской Субарктики, И. В. Екимова (1971) при изучении паразитов рыб р. Печоры, В. К. Митенев и Б. С. Шульман (1972) — для паразитов рыб Кольского полуострова, М. Ашурова (1973) для паразитов рыб Нагорно-Азиатской подобласти, М. Р. Данияров (1976) при исследовании паразитофауны рыб бассейна р. Кафирниган.

К настоящему времени собран значительный материал по миксоспоридиям большинства крупных водоемов южных областей Советского Союза (Украина, Северный Кавказ, республики Закавказья, Казахстан и Средняя Азия). Значительно продвинулось изучение миксоспоридий северных и восточных районов нашей страны, что дает богатый материал для сравнения. В связи с этим появилась возможность широкого зоогеографического анализа всей фауны миксоспоридий наших южных водоемов.

Отдавая должное методу фаунистических комплексов, мы не считаем возможным отказываться и от традиционного для зоогеографии метода географического районирования, полагая, что сочетание обоих методов может существенно обогатить зоогеографические работы.

Выявление фаунистических комплексов среди паразитов рыб наталкивается на определенные трудности прежде всего потому, что мы плохо знакомы с их экологией. Поэтому часто приходится использовать в качестве критерия характер их ареала, степень пригнанности к экологии и морфо-физиологичесим особенностям хозяина. В отношении миксоспоридий возникают дополнительные трудности, связанные с тем, что эти паразиты чаще всего не обладают узкой и строгой специфичностью. В ряде случаев это лишает нас возможности судить о принадлежности их к тому или иному комплексу по хозяевам. Большую помощь здесь оказывают данные о характере погружения спор в воде, способе питания основных хозяев — рыб, а также сведения о гидрологическом режиме водоема. к которому они приурочены.

В наших южных водоемах встречаются представители следующих комплексов.

1. Бореальный равнинный комплекс сложился в условиях с сезонными изменениями климата и содержит наибольшее число видов, в своем становлении связанных с равнинными водоемами. Соответственно их ареалы в большинстве случаев занимают огромную территорию. Г В. Никольский (1947, 1953) среди равнинных видов различает три фаунистических комплекса: а) древний верхнетретичный пресноводный, связанный в своем распространении с зоной широколиственных лесов; б) бореальный равнинный, связанный в основном с зоной тайги; в) понто-каспийский, также приуроченный главным образом к зоне широколиственных лесов, но в отличие от древнего верхнетретичного, имеющего амфибореальное распространение, он сохранился только в бассейнах Черного, Каспийского, Аральского, Балтийского морей и на севере Европейской части СССР.

С этим мнением Никольского не согласился В. Н. Яковлев (1964). Прежде всего, он отметил, что специфика водной фауны связана часто с более общими проявлениями климата, чем те, которые определяют ландшафтно-географические зоны суши, что связано с выравнивающим влиянием рек, оказывающем воздействие даже на прибрежную растительность. Далее В. Н. Яковлев обратил внимание на то, что формирование лесных зон, с которыми Г В. Никольский связывает возникновение комплексов, произошло позднее и поэтому не могло стать определяющим фактором. Наконец, он отмечает, что в любой неогеновой фауне Палеарктики севернее 44° с. ш. встречаются представители всех трех названных комплексов. Отсюда В. Н. Яковлев делает выводы, что они по существу представляют единый автохтонный комплекс, сложившийся в неогене на территории Евразии к северу от 44° с. ш. *.

Первоначально он возник в Азии, затем распространился в Европе, а, возможно, и в бассейны китайских рек. Во время четвертичного похолодания произошло обеднение видового состава комплекса в некоторых регионах, особенно в Сибири, вследствие чего некоторые его представители или встречаются только в южной и центральной Европе, или получили амфибореальное распространение. Следовательно, все эти три «комплекса» Г В. Никольского различаются лишь большей или меньшей теплолюбивостью или эвритермностью. Эти особенности, определившие различие ареалов. явились результатом приспособлений к определенным элементарным ландшафтам одной общей климатической зоны.

Для бореального равнинного комплекса характерно очень большое разнообразие форм, связанное с разнообразием водоемов: различного типа озера, реки и др. Из рыб преобладают карповые (преимущественно Leuciscina), окуневые, щуковые и ряд других форм. Для них в большей или меньшей степени характерны не только эвритермность, но и эврибионтность вообще. Здесь богато представлены различные группы беспозвоночных, благодаря чему создается обилие разнообразных экологических ниш. Встречается большое количество крупных и мелких бентофагов, берущих пищу с поверхности грунта (питание эпифауной), или приспособившихся к добыванию ее с глубоких слоев грунта (питание инфауной). В несколько меньшем количестве встречаются планктофаги, еще меньше рыб, питающихся растительностью. Встречаются хищники, однако, пресс их не так велик, как в некоторых других комплексах, особенно южных.

Большое разнообразие фауны бореального равнинного комплекса заставляет нас резделять его на группы, оцениваемые Г В. Никольским (1947, 1953) как фаунистические комплексы. Мы их рассматриваем как экологические группировки. Кроме того, нами выделяются виды, встреченные только в водоемах Колхидской низменности (рионские); виды, встреченные только в Сибири на хозяевах бореального равнинного комплекса (исходные); виды, явно равнинные, которые в силу плохой изученности не вошли ни в одну из группировок — неясные (табл. 1).

К так называемым исходным мы отнесли 4 вида миксоспоридий: *Sphaerospora pectinacea*, *Wardia schulmani*, *Myxobolus wasjugani*, *Thelohanellus carassii*.

Среди них наибольший интерес представляет *Wardia schulmani*, обнаруженная нами в ерше из притока Оби р. Васюган (Бочарова, Донец, 1974). До последнего времени все 3 представителя этого рода были известны лишь для рек Северной Америки. Находка еще одного вида в Сибири в районе возникновения комплекса указывает на азиатское происхождение рода *Wardia*.

* К такому же выводу пришли Ю. А. Стрелков и С. С. Шульман (1974) при анализе паразитофауны рыб Амура.

Таблица 1

Миксоспоридии пресноводных рыб Средиземноморской и Циркумплярной подобластей (в пределах СССР)

Фаунистические комплексы и группы	Виды миксоспоридий	Плавучесть спор	Средиземноморская подобласть / Понто-Каспийско-Аральская провинция / Черноморский округ / 1 / Дунай	1 / Днестр	1 / Днепр	1 / Дон	1 / Кубань	2 / водоемы Крыма	3 / Риони	Каспийский округ / 4 / Кура	4 / Аракс	4 / реки Ленкорани	5 / Волга	5 / Урал	Каспийское море	Аральский участок	Туркестанская провинция	Балтийская провинция	Циркумполярная подобласть
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Исходные бореальные равнинные*	Sphaerospora pectinacea	б																	+
	Wardia schulmani	п																	+
	Myxobolus wasjugani	б																	+
	Thelohanellus carassii	б																	+
Бореальные равнинные	Myxidium lieberkühni	м	+	+	+	+	+		+				+	+	+	+	+	+	+
	M. macrocapsulare	п	+	+	+	+	+			+			+	+	+	+	+	+	+
	M. rhodei	м	+	+	+	+	+		+	+			+	+	+	+	+		+
	Zschokkella nova	м	+	+	+	+	+	+		+		+	+	+	+	+	+	+	+
	Sphaerospora minima	м																	+
	S. minuta	м																	+
	Chloromyxum																		+
	cristatum	м	+							+			+	+	+		+		
	Ch. esocinum	м											+	+		+	+		+
	Ch. fluviatile	м	+	+	+	+		+		+			+	+	+	+	+	+	+
	Myxosoma anurus	п	+	+	+	+			+				+	+			+		+
	M. dujardini	п	+	+	+	+				+			+	+			+	+	+
	Hoferellus schulmani	м															+		
	Myxobolus alienus	п																	+
	M. bramae	б	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	M. carassii	б	+	+	+	+	+		+	+			+	+	+		+		+
	M. dispar	б	+	+	+	+	+		+	+			+	+	+	+	+	+	+
	M. donecae	б	+	+	+	+	+						+	+	+				+
	M. diversicapsularis	б	+		+	+	+	+	+	+			+		+	+	+	+	+
	M. elegans	б	+				+	+					+	+			+		+
	M. ellipsoides	б	+	+	+	+	+			+			+	+	+	+	+	+	+
	M. mülleri	б	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	M. mülleriformes	б	+		+		+						+						+
	M. musculi	п	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	M. obesus	п	+		+	+							+	+	+		+		+
	M. oviformis	б	+	+	+	+	+		+	+			+	+	+	+	+	+	+
	M. permagnus	б	+	+	+								+				+		+
	M. pseudodispar	п	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+
	M. thelohanellus	б											+				+	+	
	Henneguya creplini	м	+	+	+	+	+		+				+	+			+		+
	H. lobosa	м	+	+	+	+	+		+				+	+	+	+	+		+
	H. oviperda	м	+	+	+	+							+			+	+		+
	H. prsorospermica	м	+	+	+	+							+	+	+	+	+		+
	H. schizura	м	+	+		+			+				+	+		+	+		+
	Thelohanellus		+																
	fuhrmanni	б	+										+				+		+
	T. oculi-leucisci	б	+	+	+								+	+		+	+		+
	T. pyriformis	б	+	+	+	+							+	+	+		+		+

* Вместо бореального равнинного комплекса в таблице обозначены его экологические группировки.

Таблица 1 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Неясные бореальные равнинные	Myxidium schulmani	б							+				+						
	Zschokkella costata	м											+	+					+
	Sphaerospora markewitschi	б			+														
	S. poljanskyi	б											+						
	S. sapae	п			+														
	Chloromyxum kabanovae	м					+												
	Myxobilatus legeri	м											+	+			+		+
	Hoferellus conifer	п											+					+	
	Myxobolus gobiorum	б					+	+											
	M. marginatus	п											+						
	M. strelkovi	п						+					+						
Верхнетретичные	Sphaerospora carassii	б	+		+								+	+	+	+	+		+
	Chloromyxum misgurni	п			+														
	Myxosoma acuta	п					+												
	M. circulus	б	+	+	+	+			+	+			+			+	+	+	+
	Myxobolus cyprini	б	+	+	+	+	+			+	+		+		+	+		+	+
	M. cyprinicola	п	+							+			+		+	+		+	+
	M. dogieli	б	+	+	+	+	+		+	+			+		+	+		+	+
	M. kubanicum	б					+						+						
	M. macrocapsularis	б	+	+	+	+	+	+					+	+	+	+	+	+	+
	M. pseudorasborae	б															+		+
	M. squamae	б	+	+	+					+					+	+		+	+
	Henneguya cutanea	м			+	+							+	+		+	+	+	+
Понто-Каспийские	Myxidium pfeifferi	м	+	+	+	+				+			+		+	+	+	+	+
	Chloromyxum barbi	б	+	+	+											+		+	
	Ch. legeri	м	+			+				+	+	+	+	+	+		+		
	Myxosoma lomi	п	+						+										
	M. multiplicata	п	+			+					+	+			+	+	+		
	Hoferellus cyprini	м	+	+	+			+				+					+	+	
	Myxobolus albovi	б	+			+	+	+		+			+			+			+
	M. bliccae	б	+	+	+	+	+					+	+				+		
	M. chondrostomi	б	+		+	+				+					+				
	M. cordis	п	+	+	+												+		
	M. cycloides	б	+	+	+		+								+				
	M. ergensi	б	+																
	M. exiguus	п	+	+	+	+	+	+	+	+			+		+		+		
	M. gigas	б	+	+	+	+			+				+				+		
	M. grandis	б	+	+	+	+	+						+						
	M. karelicus	б	+	+	+		+		+						+		+		
	M. magnus	б	+		+	+							+				+		
	M. minutus	м	+		+	+							+		+		+		
	M. nemeczeki	м	+		+								+				+		
	M. pfeifferi	б	+	+	+					+					+	+	+	+	
	M. rotundus	п	+	+	+		+	+	+	+			+		+		+	+	
	M. rutili	б	+	+	+		+						+				+		
	M. sandrae	п	+	+	+	+	+			+			+	+	+		+		+
	M. schulmani	б	+		+	+	+	+	+	+			+		+	+			
	M. subepithelialis	п	+				+	+									+		
	Henneguya acerinae	м	+																
	H. gigantea	м	+		+														
Рионские	Chloromyxum colchicus	м							+										
	Myxobolus baueri	б							+										
	M. crassus	б							+										
																	+		
Бореальный предгорный	Myxidium barbatule	п	+			+													
	M. gracilis	м																	+
	M. noblei	п															+		+
	M. salmonis	п	+					+									+		+

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Бореальный предгорный	M. truttae	п	+											+	+		+		
	M. ventricosum	б																	+
	Chloromyxum																+		+
	thymalli	п	+																+
	Ch. truttae	б	+					+							+				+
	Ch. tuberculatum	п																	
	Myxosoma cerebralis	п	+						+								+		+
	M. undulata	п	+																
	M. phoxinacea	б																	+
	Myxobolus cybinae	б																	+
	M. improvisus	б	+										+				+		
	M. infundibilatus	б	+				+	+	+										
	M. lomi	б	+																+
	M. nemachili	п	+			+	+			+					+				
	M. neurobius	б															+		+
	M. thymalli	б																	+
Арктический пресноводный	Myxidium obscurum	п																	+
	M. omuli	п																	+
	M. salvelini	б																	+
	Zschokkella orientalis	п																	+
	Leptotheca krogiusi	м																	+
	Spherospora cristata	м												+			+		+
	Chloromyxum coregoni	м															+		+
	Ch. dubium	п											+				+		+
	Ch. mucronatum	м	+	+	+												+		+
	Ch. wardi	б																	+
	Caudomyxum nanum	м			+												+		+
	Myxosoma dermatobia	п																	+
	Myxobolus arcticus	б																	+
	M. krokhini	б																	+
	M. lotae	б															+		+
	Henneguya zschokkei	м															+		+
Передне-азиатский	Chloromyxum donecae	б								+									
	Ch. gileculense	м								+								+	
	Ch. varicorhini	п								+								+	
	Myxobilatus varicorhini	м								+									
	Myxosoma branchialis	б	+	+	+			+	+	+		+	+		+	+		+	
	Myxobolus azerbaidzanicus	б										+							
	M. caudatus	п								+								+	
	M. lobatus	б	+	+				+		+			+		+	+		+	
	M. musajevi	б								+	+	+						+	
	M. rachmani	б						+			+	+						+	
	M. salmonis	б						+		+									
	M. tauricus	б						+											
Туркестанский	Chloromyxum dzalilovi	п																+	
	Myxobolus cristatus	п																+	
	M. irinae	п																+	
	M. kovali	п																+	
	M. tadzhikistanica	п																+	
	M. varicorhini	п																+	
	Henneguya markewitschi	п																+	
	Thelohanellus cobitis	б																+	
Нагорно-азиатский	Myxidium rostowstschikovi	п																+	
	Chloromyxim baueri	п																+	
	Ch. rostowstschikovi	м																+	
	Myxobolus disparoides	б																+	

Таблица 1 (продолжение)

1	2	3	4		6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16		18	19	20
	M. narzikulovi	б																	+
	M. obpyriformis	б																	
	M. shizopygopsis	б																	+
	M. suturalis	б																	
Солоноватоводные	Myxidium gasterostei	м																	+
	Sphaerospora elegans	м	+												+		+		+
	Myxobilatus medius	м	+				+								+		+		+
	M. gasterostei	м	+				+								+		+		+
	M. schulmani	м																	+
	Henneguya pungitii	м														+			+
Атлантические	Myxidium giardi	м																	+
Синоиндийские	Sphaerospora schulmani	м																+	
Неопределенные	Myxidium pseudomacrocapsulare	м																	+
	Sphaerospora branchialis	м																	+
	Chloromyxum carassii	п								+			+						
	Ch. pseudomucronatum	б											+	+					
	Myxobilatus fragilicaudus	м											+				+		
	Myxobolus catostomi	б					+												+
	M. isakovi	б					+												
	M. musseliusae	п																	
	M. tissae	п	+							+		+							
	Thelohanellus misgurni	б																	

1 — Дунайско-Кубанский участок, 2 — Крымский участок, 3 — Колхидско-Анатолийский участок, 4 — Куринско-Персидский участок, 5 — Волжский участок, 6 — Каспийский участок.

Споры: б — быстро опускающиеся, п — промежуточные, м — медленно опускающиеся.

Характерно, что все 4 вида рассматриваемой группы обнаружены на банальных видах рыб, хорошо изученных в паразитологическом отношении в Европе. Это делает маловероятным предположение о том, что исследователи случайно пропустили их. Поэтому мы считаем вышеупомянутых миксоспоридий остатком автохтонной бореально-равнинной фауны, сохранившейся в сибирских водоемах.

Богатство фауны и обилие экологических ниш — причина обилия видов миксоспоридий, относящихся к бореально-равнинному комплексу. Этому в значительной мере способствует также обилие озер и сравнительно небольшая скорость течения в руслах рек. Немаловажную роль играет и большое количество рыб-бентофагов. Всего в комплексе насчитывается 93 вида миксоспоридий, из них в Понто-Каспийско-Аральской провинции встречено 84. Явно преобладают виды с быстро опускающимися спорами, что связано с обилием бентофагов (45 видов, т. е. больше половины). В достаточном количестве, однако, представлены и виды с медленно опускающимися спорами и со спорами, занимающими по данному признаку промежуточное положение. Это связано с наличием значительного числа хищников и планктофагов, берущих пищу из толщи воды. Кроме того, даже медленно погружающиеся споры, скап-

ливаясь на дне, имеют большие возможности быть заглоченными бентофагами или растительноядными рыбами.

Среди миксоспоридий бореального равнинного комплекса наибольщее число видов встречается в бореальной равнинной группировке в узком понимании Г В. Никольского — 36. Затем следует Понто-Каспийская группировка — 27 видов. Они полностью представлены в Понто-Каспийско-Аральской провинции. Далее идет верхнетретичная группировка — 12 видов. Для 11 видов мы так и не смогли определить принадлежность к какой-либо фаунистической группировке (табл. 1).

2. Бореальный предгорный, возникший в основном из бореального равнинного, сложился в условиях участков рек, связанных с предгорным ландшафтом Сибири и Северной Европы. Виды, слагающие комплекс, приспособлены к жизни в реках с быстрым течением, каменистым дном, прозрачной водой, насыщенной кислородом. Следствие этого — большая оксифильность, реофильность и холодолюбивость его представителей.

Водная растительность почти полностью отсутствует, за исключением слабо развитых обрастаний на камнях. Зоопланктон очень беден и поэтому играет незначительную роль в питании рыб даже в молодом возрасте. Соответственно здесь отсутствуют планктофаги. Наибольщую роль в питании рыб играет бентос, состоящий главным образом из эпифауны. Полностью отсутствуют роющие бентофаги. Большую роль в питании рыб этого комплекса играет наземная фауна (воздушные насекомые). Удельный вес хищников невелик, причем все, кроме тайменя, ведут лишь частично хищный образ жизни.

Быстрое течение действует угнетающе на фауну миксоспоридий. Лимитирующую роль играет и отсутствие бентофагов, питающихся инфауной. Вследствие этого, в водоемах Советского Союза отмечено лишь 19 видов миксоспоридий, относящихся к бореально-предгорному комплексу (табл. 1, 2). Среди них лишь один вид с медленно погружающимися спорами, поскольку последние легче подвергаются сносу. 9 видов имеют быстро опускающиеся споры и 9 — споры, занимающие промежуточное положение. В наших южных водоемах встречено 4 вида с быстро опускающимися спорами и 7 — с промежуточными (табл. 1).

Характерной особенностью большинства представителей бореально-предгорного комплекса является их слабая выносливость к осолонению. Соответственно они полностью отсутствуют в сколько-нибудь осолоненных частях Каспийского моря, в осолоненных лиманах и устьях рек, впадающих в Черное море.

3. Арктический пресноводный комплекс сравнительно молодой и связан в своем становлении с зоной тундры. Его представители отличаются холодолюбивостью, оксифильностью и эвригалинностью. Последнее свойство, а также меньшая реофильность отличают арктический комплекс от бореалного предгорного, также холодолюбивого. Рыбы этого комплекса произошли от холодолюбивого бореального предгорного комплекса и вселенцев из полярных морей. Поскольку миксоспоридии в меньшей степени зависят от температуры, возможно их происхождение и от эвритермного бореального равнинного комплекса.

Среди рыб преобладают бентофаги, питающиеся эпифауной, почти полностью отсутствуют виды, питающиеся инфауной. Имеется значительное количество планктофагов и хищников. Большинство рыб — представителей этого комплекса — берут пищу на некотором удалении от дна. В связи с этим из 16 видов миксоспоридий, относящихся к арктическому комплексу, только 5 имеют быстро опускающиеся споры. 5 видов обладают спорами, занимающими промежуточное по скорости опускания положение, а 6 — медленно опускающиеся споры (табл. 1). При этом следует учесть, что в условиях пониженных температур,

заметно увеличивающих вязкость воды, опускание даже утяжеленных спор будет замедленным.

В южных водоемах Советского Союза встречено всего 4 представителя этого комплекса: 3 — с медленно опускающимися спорами, 1 — со спорами, занимающими промежуточное положение.

4. Передне-азиатский комплекс ведет свое начало от индийского равнинного и представляет собой фауну водоемов горного питания в области сухих субтропиков. Поскольку формирование его шло в неблагоприятных условиях горообразования, аридизации климата, а также влияния факторов плювиальных эпох (Абдурахманов, 1960, 1962; Касымов, 1965, 1972), представители данного комплекса, в отличие от бореального предгорного, обладают значительной эврибионтностью в отношении температуры и кислородного режима. В этом вопросе мы не можем согласиться с А. Г Касымовым, который считает, что представителям передне-азиатского комплекса свойственны стенотермность и оксифильность (Касымов, 1972).

В наших водоемах представители этого комплекса встречаются главным образом в реках Закавказья и Средней Азии. Поскольку многие из рыб обитают в условиях быстрых горных потоков, среди миксоспоридий весьма велик удельный вес видов с быстро опускающимися спорами: 8 из 12. Два вида имеют медленно опускающиеся споры и 2 — промежуточные (табл. 1).

К передне-азиатским видам, кроме тех, которые встречаются лишь в пределах водоемов Закавказья и Средней Азии, мы относим также специфичных паразитов усачей: *Myxosoma branchialis* и *Myxobolus lobatus*, которые вместе со своими хозяевами проникли во все крупные водоемы Понто-Каспийско-Аральской провинции.

5. Туркестанский комплекс. Сюда относятся автохтонные виды различной степени древности из средних и предгорных участков Аму-Дарьи и Сыр-Дарьи. Из 8 видов миксоспоридий 7 занимают промежуточное положение по скорости опускания спор и 1 — быстро опускающиеся.

6. Нагорно-азиатский комплекс довольно древний, возник, по мнению В. Н. Яковлева (1961, 1964), из передне-азиатской фауны в результате дальнейшей эволюции, связанной с развитием горобразовательных процессов. Рыбы этого комплекса, относящиеся к подсемейству Barbinae, отличаются большой эврибионтностью в отношении температуры и кислородного режима. Поскольку они приспособились к очень суровым условиям горных водоемов, для миксоспоридий этого комплекса характерно проявление узкой специфичности к своим хозяевам. По-видимому, адаптация рыб к своеобразным условиям жизни в горных водоемах, их глубокая специализация в этом направлении вызвала необходимость глубокой специализации и их паразитов. Из 8 нагорно-азиатских видов 5 имеют быстро опускающиеся споры, 1 — медленно опускающиеся и 2 — споры. занимающие промежуточное положение (табл. 1). Такое разнообразие связано с тем, что рыбы нагорно-азиатской подобласти живут не только в реках, но и в горных озерах; при этом некоторые из них (особенно маринка) имеют широкий спектр питания.

7. Атлантический комплекс. Сюда относится лишь один вид *Myxidium giardi* (споры медленно опускающиеся), специфичный для угрей. Встречается только в реках, впадающих в европейские моря, так или иначе связанные с Атлантикой.

Десять видов миксоспоридий, сравнительно недавно открытых, нам не удалось отнести ни к одному из фаунистических комплексов, поскольку ареал их еще не выяснен (табл. 1).

В зоогеографических построениях мы не учитываем солоноватоводных паразитов колюшек, которых пока затрудняемся отнести к какому-

Таблица 2

Сравнительная характеристика фауны миксоспоридий Голарктической области (в пределах СССР) и Понто-Каспийско-Аральской провинции

№№	Фаунистические комплексы и группы	Количество видов со спорами						Всего видов	
		быстро-опускающ.		промежу-точными		медленно опускающим.			
		Г	П. К. А.	Г	П. К. А.	Г	П. К. А.	Г	П. К. А.
1	Бореальный равнинный	45	41	22	20	26	23	93	84
	а) исходные бореальные равнинные	3	—	1	—	—	—	4	—
	б) понто-каспийские	13	13	7	7	7	7	27	27
	в) рионские	2	2	—	—	1	1	3	3
	г) верхнетретичные	8	7	3	3	1	1	12	11
	д) бореальные равнинные	15	15	7	6	14	11	36	32
	е) неясные бореальные равнинные	4	4	4	4	3	3	11	11
2	Бореальный предгорный	9	4	9	7	1	—	19	11
3	Передне-азиатский	8	8	2	2	2	2	12	12
4	Туркестанский	1	—	7	1	—	—	8	1
5	Нагорно-азиатский	5	—	2	—	1	—	8	—
6	Арктический пресноводный	5	—	5	1	6	3	16	4
7	Атлантический	—	—	—	—	1	1	1	1
8	Солоноватоводный	—	—	—	—	6	3	6	3
9	Неопределенные	4	3	3	3	3	1	10	7
	Всего	77	56	50	34	46	33	173	123

Примечание. Г — Голарктическая область, П. К. А. — Понто-Каспийско-Аральская провинция.

либо комплексу, сомневаясь в некоторых случаях даже в их пресноводном происхождении.

Перейдем к характеристике рассматриваемых регионов. Как известно, все они находятся в пределах Голарктической области и относятся к двум подобластям — Средиземноморской и Нагорно-азиатской.

Средиземноморская подобласть. Одна из крупнейших подобластей Голарктики. Значительная часть водоемов этого региона, находящаяся за пределами СССР, к сожалению, изучена очень слабо, или совсем не изучена. Однако, общее представление о фауне миксоспоридий подобласти может дать Понто-Каспийско-Аральская провинция, самая обширная и богатая видами (табл. 2). Судя по ихтиофауне и фауне миксоспоридий других провинций, можно предполагать, что исследования еще не изученных водоемов добавят относительно небольшое число видов этих простейших.

Понто-Каспийско-Аральская провинция охватывает основные части бассейнов рек, впадающих в Черное, Каспийское и, в меньшей степени, Аральское моря. В настоящее время для нее известно наибольшее число видов миксоспоридий (123). Это богатство связано, во-первых, с равнинным характером большинства рек, входящих в провинцию (равнинные условия наиболее благоприятны для существования миксоспоридий, о чем свидетельствует распространение наиболее обширного бореального равнинного комплекса); во-вторых, с большим богатством ихтиофауны; в-третьих, с тем, что в эпоху четвертичных похолоданий здесь сохранилось наибольшее число видов верхнетретичной гидрофауны. Дополнительной причиной видового разнообразия Понто-Каспийско-Аральской провинции может служить то обстоятельство, что в пограничных участках огромного пространства, занимаемого этим регионом, встречается некоторое количество представителей комплексов, зашедших из соседних регионов. Наконец, в Понто-Каспийско-

Аральской провинции в значительной мере представлен и другой, менее богатый видами миксоспоридий комплекс — бореальный предгорный.

Чтобы оценить характер фауны миксоспоридий рассматриваемой провинции и ее богатство, проведем сравнение с фауной Балтийской провинции Средиземноморской подобласти и с Циркумполярной подобластью в целом, не разделяя последнюю на провинции.

Таблица 3

Состав фауны миксоспоридий Понто-Каспийско-Аральской, Балтийской провинций и Циркумполярной подобласти

№№	Фаунистические комплексы и группы	Понто-Кас.-Аральск. провинции		Балтийская провинция		Циркумполярная подобласть	
		кол. видов	%	кол. видов	%	кол. видов	%
1	Бореальный равнинный	84	68.3	54	73.0	52	57.8
	а) исходные бореальные равнинные	—	—	—	—	4	4.5
	б) понто-каспийские	27	21.9	17	22.9	3	3.3
	в) рионские	3	2.4	—	—	—	—
	г) верхнетретичные	11	9.0	5	6.8	9	10.0
	д) бореальные равнинные	32	26.0	31	41.9	34	37.8
	е) неясные бореальные равнинные	11	9.0	1	1.4	2	2.2
2	Бореальный предгорный	11	9.0	8	10.8	13	14.5
3	Передне-азиатский	12	9.7	—	—	—	—
4	Туркестанский	1	0.8	—	—	—	—
5	Арктический пресноводный	4	3.3	7	9.4	16	17.8
6	Атлантические	1	0.8	1	1.4	—	—
7	Солоноватоводные	3	2.4	3	4.0	6	6.6
8	Неопределенные	7	5.7	1	1.4	3	3.3
	Всего	123	100	74	100	90	100

Как видно из табл. 3, Понто-Каспийско-Аральская провинция по сравнению с Циркумполярной подобластью заметно богаче видами, причем в основном за счет более теплолюбивых и менее эвритермных равнинных форм (68,3%). Хотя число холодолюбивых бореальных предгорных видов в обоих регионах примерно равно, удельный вес их в общей фауне миксоспоридий Циркумполярной подобласти почти вдвое больше.

В Циркумполярной подобласти удельный вес арктического пресноводного комплекса также заметно больше как по числу видов, так и по процентному содержанию (17% против 3%). В общем, на долю холодолюбивых комплексов Циркумполярной подобласти приходится 32,2%, в то время как в Понто-Каспийско-Аральской провинции они составляют 12,2%. В Циркумполярной подобласти остается довольно высоким процент бореальных равнинных элементов — 57,8%, что обеспечивается большой эвритермностью этих видов. Интересно отметить, что поскольку арктические виды также равнинные, они как бы компенсируют недостаток бореальных равнинных элементов Циркумполярной подобласти, составляя вместе с последними 75,6% фауны миксоспоридий этого района.

Мы уже упоминали о наличии в Сибири у банальных видов рыб 4 видов миксоспоридий, не встретившихся в других районах и представляющих, по всей вероятности, остатки автохтонной бореальной равнинной фауны, возникшей в Сибири. При этом следует отметить, что бассейны двух основных рек Сибири — Енисея и Лены — изучены еще недостаточно полно, и со временем список эвритермных бореальных

равнинных видов пополнится. Однако и сейчас различие между количеством теплолюбивых и эвритермных (сохранившихся в Сибири) видов у миксоспоридий не столь значительно. как у их хозяев. По ряду данных (статья Ковалевой А. А., Шульмана С. С. и Яковлева В. Н. в данном сборнике) можно предполагать, что миксоспоридии менее чувствительны к низким температурам, чем их хозяева. Возможно, поэтому некоторые миксоспоридии с типично теплолюбивых рыб в Европе проникли далеко на север. Например, *Myxobolus obesus* обнаружен на Кольском полуострове в бассейне реки Поной (Митинев, 1973).

Что касается Балтийской провинции Средиземноморской подобласти, то она и по числу видов (74) и по составу фауны миксоспоридий занимает промежуточное положение, являясь переходной к Циркумполярной подобласти (табл. 1). Как показал С. С. Шульман (1950, 1958), число теплолюбивых паразитов в Балтийской провинции уменьшается по направлению с запада на восток. Соответственно на востоке увеличивается число арктических видов. Среди миксоспоридий можно назвать *Henneguya zschokkei*, *Sphaerospora cristata*. Интересно отметить наличие типично арктического вида *H. zschokkei* в альпийских озерах (Женевское, Тунер, Цюрихское, Невшательское, Фирвальдштатское, Большое Пленерское).

Таким образом, Понто-Каспийско-Аральская провинция — несомненно самый богатый миксоспоридиями регион в пределах евразийской части Голарктики, чему способствует предпочтение, оказываемое миксоспоридиями равнинным водоемам, их относительно большая эвритермность, богатство гидрофауны и обилие экологических ниш, способствующих большому разнообразию в характере питания и составе пищи хозяев-рыб.

Сравнение Черноморского, Каспийского и Аральского округов показывает прежде всего постепенное обеднение фауны миксоспоридий по направлению с запада на восток, особенно сильно выраженное в Аральском округе (табл. 4). Это, в первую очередь, стоит в связи с общим обеднением фауны по направлению от бассейна Дуная к востоку (Линдберг, 1955, 1972), о чем более подробно будет сказано ниже.

Бореальный равнинный комплекс в Черноморском округе по числу

Таблица 4

Состав фауны миксоспоридий Черноморского, Каспийского округов и Аральского участка

№№	Фаунистические комплексы и группы	Черноморский округ		Каспийский округ		Аральский участок	
		кол. видов	%	кол. видов	%	кол. видов	%
1	Бореальный равнинный	76	76	67	73.6	33	89.2
	а) понто-каспийские	27	27	20	22.0	6	16.2
	б) рионские	3	3	—	—	—	—
	в) верхнетретичные	11	11	9	9.9	8	21.6
	г) бореальные равнинные	30	30	31	34	19	51.4
	д) неясные бореальные равнинные	5	5	7	7.7	—	—
2	Бореальный предгорный	11	11	4	4.4	—	—
3	Передне-азиатский	4	4	11	12.1	2	5.4
4	Туркестанский	—	—	2	—	1	2.7
5	Арктический пресноводный	2	2	—	2.2	—	—
6	Атлантические	1	1	3	—	—	—
7	Солоноватоводные	3	3	—	3.3	1	2.7
8	Неопределенные	3	3	4	4.4	—	—
	Всего	100	100	91	100	37	100

Таблица 5

Состав фауны миксоспоридий Дунайско-Кубанского, Крымского и Колхидско-Анатолийского участков Черноморского округа

№№	Фаунистические комплексы и группы	Дунайско-Кубанский участок		Крымский участок		Колхидско-Анатолийский участок	
		кол. видов	%	кол. видов	%	кол. видов	%
1	Бореальный равнинный	72	76.6	13	68.4	26	89.7
	а) понто-капийские	27	28.7	3	15.8	6	20.7
	б) рионские	—	—	—	—	3	10.4
	в) верхнетретичные	11	11.7	1	5.3	2	6.9
	г) бореальные равнинные	30	32	8	42	14	48 3
	д) неясные бореальные равнинные	4	4.2	1	5.3	1	3.4
2	Бореальный предгорный	11	11.7	3	15.8	2	6.9
3	Передне-азиатский	2	2.1	3	15 8	1	3.4
4	Арктические пресноводный	2	2.1	—	—	—	—
5	Атлантический	1	1.1	—	—	—	—
6	Солоноватоводные	3	3.2	—	—	—	—
7	Неопределенные	3	3.2	—	—	—	—
	Всего	94	100	19	100	29	100

видов заметно превосходит таковой в Каспийском и особенно Аральском округе, однако в процентном отношении ко всей фауне миксоспоридий он лишь немного превышает данную группу в Каспийском и значительно уступает ей в Аральском округе (табл. 4). Это связано с тем, что в Черноморском округе, благодаря наличию горных участков в реках Дунай, Днестр и др., более значителен удельный вес бореального предгорного комплекса.

В почти полностью равнинном Волжском участке Каспийского округа бореальный предгорный комплекс представлен всего одним видом, а в Куре, Араксе, реках Ленкорани он вытесняется переднеазиатским (табл. 6). Больший удельный вес последнего — дополнительное отличие Каспийского округа от Черноморского.

Что касается Аральского округа, то он лишен бореальных предгорных видов миксоспоридий. Его фауна представляет собой сильно обедненную фауну Каспийского округа, к которой примешивается лишь один пришелец из соседней Туркестанской провинции — *Myxobolus cristatus*. Поэтому можно согласиться с предложением Ф. А. Турдакова (1963) рассматривать Аральский округ лишь как участок Каспийского округа.

В связи с этим не лишено интереса сравнение фауны миксоспоридий из отдельных участков Черноморского и Каспийского округов. За основу возьмем Дунайско-Кубанский участок — наиболее богатый видами и охватывающий все самые крупные водоемы. Как видно из табл. 5, ядро миксоспоридной фауны составляют здесь бореальные равнинные элементы, среди которых преобладают теплолюбивые виды и, в меньшей степени, бореальные предгорные. Все остальные представлены небольшим числом видов.

В водоемах Крыма фауна миксоспоридий резко обеднена (19 видов). По-прежнему наибольшее число видов падает на бореальные равнинные элементы, что является следствием их эврибионтности. Характерно, что среди бореальных равнинных видов в Крыму, несмотря на его южное положение, преобладают не теплолюбивые понто-каспийские, а наиболее эвритермные бореальные равнинные в узком понимании этого слова (по Никольскому). Хотя число бореальных предгорных видов по сравнению с Дунайско-Кубанским участком уменьшено, однако они

вместе с передне-азиатскими, также приуроченными к горным участкам рек, составляют в процентном отношении более 30% общей фауны. Весьма характерно для миксоспоридий Крыма наличие на эндемичном виде усача *Barbus tauricus* недавно открытого вида *Myxobolus tauricus* (Мирошниченко, 1979), известного пока только для крымских рек. Этот вид, по-видимому, следует причислить к передне-азиатскому комплексу. Наконец, еще один вид из голавля, по всей вероятности, окажется общим с фауной Кубани, что подчеркивает уже отмеченную нами связь между фаунами этих водоемов.

Представляет большой интерес находка в мышцах форели (*Salmo trutta* morfa *fario*) *Myxobolus salmonis*, недавно описанного нами для форели из оз. Севан (Донец, Вартанян, Мкртчян, 1973). Несмотря на большое число исследований, на лососевых Голарктики, не было обнаружено ни одного специфичного вида *Myxobolus*. Исключение составляют только горные водоемы Крыма, Кавказа и, возможно, верховья притока Аму-Дарьи — Кафирнигана * Эти находки свидетельствуют, во-первых, о давних связях указанных горных водоемов и населяющих их лососевых; во-вторых, о том, что по крайней мере представители рода *Salmo* имеют горное или предгорное происхождение и лишь вторично стали проходными.

Таким образом, фауна миксоспоридий Крыма, несмотря на обеднение, имеет столь своеобразный характер, что есть все основания для выделения водоемов этого региона в отдельный самостоятельный участок Черноморского округа.

Значительный интерес представляет и Колхидско-Анатолийский участок. Здесь мы располагаем достаточно полными сведениями лишь по водоемам Колхидской низменности — бассейну Риони (Чернова, 1973). Сборы по бореальному предгорному и передне-азиатскому комплексам здесь еще нельзя считать полными. Бросается в глаза явное преобладание бореальных равнинных видов, а среди них наиболее эвритермных и эврибионтных бореальных равнинных в узком понимании (табл. 5). Обеднение фауны в этом участке в силу его южного положения нельзя связать с четвертичным похолоданием. Поэтому возникает вопрос о других факторах, способствующих обеднению равнинной фауны.

По мнению Г У. Линдберга (1955, а, б, 1972) гипотеза покровного оледенения не может исчерпывающе объяснить особенности распределения фауны пресноводных водоемов. Так, в частности она не в состоянии объяснить значительное богатство фауны бассейна Дуная по сравнению с бассейнами Днестра, Днепра, Дона, Волги; сходство ихтиофауны последних с таковой Дуная, где фактически сосредоточилась вся пресноводная фауна понто-каспийского бассейна; постепенное обеднение гидрофауны по направлению к востоку от Дуная и, наконец, верхнетретичный характер гидрофауны этой реки.

Все это легко объяснимо, если признать, что в четвертичный период на фауну действовали не только наступления ледников и связанные с этим похолодания, но и геогидрократические колебания уровня океана. На протяжении четвертичного периода имели место по крайней мере две трансгрессии Мирового океана, сопровождавшиеся гибелью фауны равнинных участков рек или ухода ее в предгорные участки с последующей пространственной изоляцией и образованием эндемичных видов и подвидов.

Особенно губительной по мнению Г У Линдберга была предпоследняя трансгрессия, во время которой имело место поднятие уровня Мирового океана до изогипсы 150—180 м. Залитыми оказались рав-

* К сожалению, М. Р Данияров (1976), отметивший сильное заражение амударьинской форели (*Salmo trutta oxianus*) представителем рода *Myxobolus*, не дал точного видового определения паразита.

нинные участки почти всех европейских водоемов, в том числе рек Русской равнины. Вследствие наличия с юга горной преграды — отрогов южных Карпат и Восточно-сербских гор, долина Дуная оказалась единственным исключением и не была охвачена морской трансгрессией. В районе Железных ворот, промытых Дунаем в этой горной преграде, морские воды по мере их подъема создавали подпор дунайских вод, следствием чего было образование на Средне-дунайской низменности обширного пресноводного водоема, в котором и сохранилась верхнетретичная равнинная фауна.

Во время регрессии происходило восстановление речных систем и частичное расселение как сохранившейся, так и вновь образовавшейся в верховьях фауны.

Последняя трансгрессия была менее сильной и совершенно не затронула бассейн Дуная, однако в результате подпора рек произошло не только частичное разобщение бассейнов, но и соединение в верховьях речных систем, что способствовало расселению дунайской фауны. Последняя регрессия, соединившая речные системы, еще больше способствовала расселению этой фауны.

Таким образом, фауна всех рек от Днестра до Волги — сравнительно молодая и состоит в основном из дунайских форм с небольшой примесью вновь образовавшихся эндемичных видов и подвидов. Становится понятным постепенное обеднение гидрофауны по направлению к востоку.

Мы уже обращали внимание (Донец, 1964, 1967) на уменьшение видов миксоспоридий от Дуная в восточном направлении. Сейчас, когда сведения о миксоспоридиях существенно пополнились и появились данные по ранее еще не изученным рекам, отмеченная закономерность проявилась еще более четко и убедительно: Дунай — 83 вида, Днепр — 58, Дон — 44, Кубань — 45, Волга — 70. При этом следует учесть, что фауна миксоспоридий Дуная изучена далеко не полно.

Однако, если все реки, впадающие в Черное и Каспийское моря с севера и северо-востока, могли получить верхнетретичную фауну, сохранившуюся в Дунае, то крутой восточный склон черноморского побережья исключает возможность соединения бассейна р. Риони с этими водоемами. Между тем, в данном бассейне сохранилось 177 видов равнинных паразитов, в том числе 29 видов миксоспоридий (Чернова, 1973). Некоторые виды, например, *Myxosoma anurus*, *M. branchalis*, *M. circulus*, *Myxobolus gigas*, *Henneguya lobosa*, *H. schizura*, хотя и широко распространены в Черноморском округе, отсутствуют уже в бассейне р. Кубани, куда в силу его удаленности, попало меньшее число дунайских форм. Кроме того, 3 вида (*Chloromyxum colchicus*, *Myxobolus baueri*, *M. crasssus*), встреченные на банальных равнинных видах рыб, отмечены только для бассейна Риони. На основании сказанного, Т. Н. Чернова (1973) делает предположение, что в бассейне Риони существовал второй очаг, в котором во время трансгрессий Мирового океана могла сохраниться верхнетретичная равнинная фауна. Так как Колхидская низменность возникла сравнительно недавно, то убежищем для равнинных форм могли служить террасы в бассейне Риони, на которых по аналогии с бассейном Дуная, в результате подпора вод, мог возникнуть пресноводный водоем. Поскольку он был менее обширен и имел меньшее количество экологических ниш, верхнетретичная фауна оказалась здесь более обедненной. Однако в этом бассейне все же могли сохраниться некоторые виды, исчезнувшие в Дунае. По-видимому, ими и являются три вида миксоспоридий. встреченных только в бассейне Риони.

Таким образом, выделение Колхидско-Анатолийского участка в самостоятельный район Черноморского округа вполне оправданно.

Несколько сложнее обстоит дело с Куринско-Персидским участком

Таблица 6

Состав фауны миксоспоридий Волжского и Куринско-Персидского участков Каспийского округа

	Фаунистические комплексы и группы	Волжский участок		Куринско-Персидский участок	
		кол. видов	%	кол. видов	%
1	Бореальный равнинный	63	85.1	31	68.9
	а) понто-каспийские	16	21.6	11	24.5
	б) верхнетретичные	8	10.8	5	11.1
	в) бореальные равнинные	32	43.2	15	33.3
	г) неясные бореальные равнинные	7	9.5	—	—
2	Бореальный предгорный	1	1.3	1	2.2
3	Передне-азиатский	2	2.7	11	24.5
4	Арктический пресноводный	2	2.7		—
5	Солоноватоводные	3	4.1	—	—
6	Неопределенные	3	4.1	2	4.4
	Всего	74	100.0	45	100.0

Каспийского округа. Если обратить внимание на табл. 6, то бросаются в глаза три особенности этого региона:

1. Сильное обеднение фауны, что, по-видимому, связано, во-первых, с тем, что виды микроспоридий бореального равнинного комплекса, так же как и их хозяева, находятся на самом краю своего ареала или вблизи его; во-вторых, с лимитирующим влиянием быстрого течения и мутности воды (Кандилов, 1964).

2. Резкое увеличение удельного веса видов, которые можно считать передне-азиатскими (24.5%).

3. Наличие горного вида *Myxobolus salmonis* из форели оз. Севан.

Этих трех особенностей достаточно, чтобы при формальном подходе поднять ранг рассматриваемого участка до округа или даже до провинции. Однако ситуация здесь более сложная.

Если взять нижнее течение р. Куры от устья до Мингечаурского водохранилища, то удельный вес передне-азиатских форм составит только 8.3%, что вполне естественно для акватории, находящейся у границы крупного зоогеографического региона — провинции. Если же включить и Мингечаурское водохранилище, то эта цифра удвоится — 16.6%. В фауне миксоспоридий р. Куры выше водохронилища, а также оз. Севан, р. Аракса и других рек бассейна общее число передне-азитских элементов достигает 21.1%, что дает право говорить о различиях, соответствующих уровню провинции. Весьма заманчиво отнести эту часть бассейна к Иранской провинции, показав таким образом, что и здесь, как в Средней Азии, границы провинций идут не по водоразделам рек, а по границам ландшафтных зон. Однако анализ фауны миксоспоридий среднего участка * бассейна р. Куры показывает. что удельный вес бореальных равнинных элементов лишь немногим меньше, чем в нижнем участке (71.1% против 87.5%), а по количеству видов даже превосходит его (табл. 7); передне-азиатские виды, как уже упоминалось, дают значительный процент и в Мингечаурском водохранилище. Все это заставляет нас воздержаться от включения средней части бассейна р. Куры в Иранскую провинцию и оставить ее в пределах Куринско-Персидского участка Каспийского округа Понто-Каспийско-Аральской провинции.

* В отличие от И. В. Гогебашвили (1970) мы склонны считать участок р. Куры от Ахалдабы до Боржоми не верхним, а средним, полагая, что к верхнему относятся истоки р. Куры, находящиеся за пределами Советского Союза.

Таблица 7

Состав фауны миксоспоридий среднего и нижнего участков бассейна реки Куры

№№	Фаунистические комплексы и группы	Средний участок		Нижний участок	
		кол. видов	%	кол. видов	%
1	Бореальный равнинный	27	71.1	21	87.5
	а) понто-каспийские	8	21.1	4	16.7
	б) верхнетретичные	5	13.2	4	16 7
	в) бореальные равнинные	14	36.8	13	54.2
2	Бореальный предгорный	1	2 6	1	4 2
3	Передне-азиатский	8	21 1	2	8.3
4	Неопределенные	2	5.2	—	—
	Всего	38	100.0	24	100 0

Совсем иную картину представляют реки Ленкорани. По данным Ш. Ибрагимова (1977) в нижнем, равнинном участке реки Ленкоранчай число бореальных равнинных видов (*Zschokella nova*, *Chloromyxum legeri*, *Myxosoma circulus*, *Myxobolus mülleri*, *M. bramae*, *M. bliccae*, *M. musculi*, *Thelohanellus misgurni*) заметно преобладает над передне-азиатскими (*Myxobilatus varicorhini*, *Myxosoma branchialis*, *Myxobolus musajevi*, *M. rachmani*, *M. pfeifferi*). В среднем участке реки соотношение этих элементов заметно меняется: передне-азиатских 4 вида (*Myxosoma branchialis*, *Myxobolus pfeifferi*, *M. musajevi*, *M. rachmani*), и столько же бореальных равнинных (*Myxosoma cyrculus*, *Myxobolus mülleri*, *M. bramae*, *M. musculi*). В верхнем, горном участке наряду с общим обеднением миксоспоридной фауны имет место преобладание передне-азиатских форм — *Myxobulus pfeifferi*, *M. musajevi*, *M. azerbaidzanicus*, из которых последний не встречается в среднем и нижнем участках. Из бореальных равнинных элементов сохранились только 3 самых эврибионтных видов: *Myxobolus mülleri*, *M. bramae*, *M. musuli*. На этом основании Ш. Ибрагимов (1977) относит нижний участок реки Ленкоранчай к Куринскому участку Понто-Каспийско-Аральской области, а средний и верхний участки — к Иранской провинции.

Туркестанская провинция включает в себя водоемы бассейнов средней части Аму-Дарьи и Сырдарьи и р. Талас, которые Ф. А. Турдаков (1946), а вслед за ним Л. С. Берг (1949) на основании наличия ряда

Таблица 8

Состав фауны миксоспоридий Туркестанской провинции

№№	Фаунистические комплексы и группы	Количество видов	%
1	Бореальный равнинный	27	53.0
	а) понто-каспийские	5	9.8
	б) верхнетретичные	7	13.7
	в) бореальные равнинные	14	27.5
	г) неясные бореальные равнинные	1	2.0
2	Передне-азиатский	8	15.6
3	Туркестанский	8	15 6
4	Нагорно-азиатский	6	11.8
5	Индийский	1	2.0
6	Неопределенные	1	2.0
	Всего	51	100.0

автохтонных элементов различной степени древности, выделили в отдельную провинцию Средиземноморской подобласти.

Как видно из табл. 8, фауна миксоспоридий Туркестанской провинции заметно обеднена и. хотя здесь имеет место преобладание бореальных равнинных элементов, среди которых ведущее место принадлежит их наиболее эвритермной группировке (бореальные равнинные в понимании Г В. Никольского), в значительном количестве примешиваются автохтонные и передне-азиатские виды, а также нагорно-азиатские. Наличие последних обусловлено в значительной степени заходом в воды Туркестанской провинции маринки, которая благодаря своей эврибионтности, позволяющей существовать в водоемах различного типа, и широкому спектру питания, дающему возможность брать пищу и со дна, и из толщи воды, имеет большое количество специфичных миксоспоридий (5 видов). Бореальные равнинные элементы несомненно зашли из Аральского участка Понто-Каспийско-Аральской провинции, что легко осуществимо из-за того, что границы между ними проходят не по водоразделам, а по границам ландшафтных зон. Что касается передне-азиатских видов, то они могли сюда проникнуть как из иранских рек, так и через Узбой. Представляет интерес *Sphaerospora schulmani*, рассматриваемая Ю. А. Стрелковым и С. С. Шульманом (1971) как индийская форма, о чем более подробно будет сказано ниже.

Бросается в глаза полное отсутствие в Туркестанской провинции представителей бореального предгорного комплекса. Очевидно, их экологическая ниша прочно занята передне-азиатскими и, особенно, нагорно-азиатскими видами, лучше приспособленными к горным потокам среднеазиатских рек.

На основании паразитологических данных, С. О. Османов (1963, 1965) и Н. Г Гаврилова (1968, 1969) вслед за Ф. А. Турдаковым (1952, 1963) вполне обоснованно разделяют провинцию на два округа: Сырдарьинский и Амударьинский. Однако в фауне миксоспоридий различия не столь велики. В Сыр-Дарье богаче представлены равнинные элементы, в Аму-Дарье — нагорно-азиатские, что в отношении миксоспоридий нуждается в дополнительной проверке.

Нагорно-азиатская подобласть

Фауна миксоспоридий этого региона обладает двумя особенностями: а) резким обеднением (всего 10 видов), б) исключительным своеобразием. Достаточно сказать, что на 7 видов нагорно-азиатских миксоспоридий (70%) приходятся только один туркестанский (*Myxobolus cristatus*) и два бореальных равнинных вида (*M. musculi*, *M. mülleri*) (табл. 9). Для всех видов характерна большая эврибионтность. обеспечивающая возможность существования в суровых условиях горных водоемов.

Ранее отмечалась узкая специфичность представителей нагорно-

Таблица 9

Состав фауны миксоспоридий Нагорно-азиатской подобласти

№№	Фаунистические комплексы и группы	Количество видов	%
1	Бореальный равнинный	2	20
2	Нагорно-азиатский	7	70
3	Туркестанский	1	10
	Всего	10	100

азиатского комплекса. Что касается представителей других комплексов, то они, в силу своей эврибионтности, отличаются, наборот, широкой специфичностью, обеспечивающей существование даже на столь специализированных рыбах как марианка, лжеосман, тибетский голец. Таким образом. самобытность фауны этого региона, позволяющая поднять его до ранга подобласти, не вызывает сомнения, что свидетельствует в пользу взглядов Л. С. Берга (1934а, б, 1949), С. С. Шульмана (1958), а не В. А. Догеля и Е. В. Гвоздева (1945). Что касается разделения Нагорно-азиатской подобласти на провинции, то по миксоспоридиям различие между ними не столь разительно, как по другим паразитам: Тибетская отличается от Таримской лишь наличием *Myxobolus schizopygopsis.*

Заключение

Зоогеографический анализ фауны миксоспоридий показал, что даже такая сравнительно немногочисленная и аберрантная группа паразитов рыб как миксоспоридии может хорошо подтвердить общие закономерности формирования гидрофауны в целом.

Мы видим, что миксоспоридии, эволюция которых тесно связана с окунеобразными, а затем с карповыми рыбами, в общих чертах развивались вместе со всей гидрофауной и в первую очередь со своими хозяевами-рыбами. Развитие новой озерно-речной ихтиофауны, в которой преобладали карповые, привело к развитию соответствующей фауны миксоспоридий. Мы не располагаем в настоящее время данными о микроспоридиях Африки (кроме отдельных разрозненных сообщений) или достаточно полными сведениями о представителях индийского равнинного комплекса, сложившегося в олигоцене и давшего начало всем другим комплексам, населяющим наши водоемы. Однако тот факт, что, несмотря на малое число исследований и небольшое количество обнаруженных видов, среди миксоспоридий Индии наблюдается наибольшее многообразие форм (найдены не встречающиеся в Европе, Северной Азии и Америке роды *Phlogospora*, *Neohenneguya*, *Neomyxobolus*, *Thelohanellus* с крупными спорами типа *T catlae*) — свидетельство большого богатства и глубокой древности видов.

В конце олигоцена — начале миоцена, т. е. на стыке палеогена и неогена, подсемейство Leuciscinae (к нему присоединились и представители группы Barbina из подсемейств Cyprininae, Rhodeinae и Gobiinae) дало начало крупнейшему бореальному равнинному комплексу, возникшему в условиях умеренного климата с хорошо выраженной сменой сезонов года в районе Сибири севернее 44° с. ш. (Яковлев, 1960, 1964).

Появившаяся автохтонная фауна широко расселилась по всему массиву Азии к северу от Гималаев, а затем в Европе. Обилие видов самой разнообразной экологии, приуроченность к равнинным участкам рек со сравнительно спокойным течением и озерным водоемам способствовали тому, что в комплексе оказались богато представлены миксоспоридии, общее число видов которых приближается к 100. Вместе со своими хозяевами они широко расселились по водоемам Северной Азии и Европы, занимая почти всюду наибольшее количество экологических ниш. Через Берингию они частично проникли в Северную Америку.

Широкое распространение и обилие экологических ниш способствовало разделению этого большого комплекса на отдельные экологические группы, отличающиеся друг от друга, в первую очередь, степенью теплолюбивости и эвритермности, а также приуроченностью к более или менее эвриоксибионтным хозяевам. Эти особенности оказались решающими во время четвертичного похолодания, что, в свою очередь, отразилось на ареалах. Так возникли группировки, которые Г В. Ни-

кольский (1947, 1953) рассматривает как верхнетретичный, бореальный равнинный и понто-каспийский комплесы.

Необходимость адаптации к верхним участкам рек, представляющим собою предгорные или горные водоемы, привела к образованию в конце миоцена — начале плиоцена нового более холодолюбивого, реофильного и оксифильного бореального предгорного комплекса. Поскольку миксоспоридии хуже адаптированы к водоемам с быстрым течением, их фауна в пределах данного комплекса оказалась заметно обедненной, насчитывающей почти в 5 раз меньше видов, чем в бореальном равнинном. С другой стороны, разобщенность горных участков водоемов способствовала некоторой разобщенности и даже дивергенции бореальных предгорных паразитов. Так, например, в желчном пузыре хариуса с Камчатки (*Thymallus arcticus grubei* n. *mertensi*) паразитирует *Myxidium gracilis*, а в желчном пузыре хариуса из Амура (*Thymallus arcticus grubei — Muxidium ventricosum*).

Четвертичные оледенения и похолодания привели к частичному отмиранию видов на севере Европы и особенно в Сибири. Однако этот процесс у миксоспоридий по сравнению со свободноживущей фауной был не столь значительным. Более губительно действовали трансгрессии Мирового океана, приводившие к исчезновению или сокращению равнинных участков рек и, что особенно важно для миксоспоридий, гибели рыб-хозяев, к которым они были адаптированы. В связи с этим более теплолюбивые и стенотермные виды миксоспоридий не сохранились в водоемах Сибири. В некоторых случаях равнинные элементы смогли сохраниться, благодаря переходу на неспецифичных хозяев. Таким путем, по-видимому, в реке Пенжине на молоди щуки сохранились, например, *Myxobolus alienus* и *M. musculi* (Коновалов, 1971).

Наряду с гибелью теплолюбивых равнинных видов в плейстоцене возник холодолюбивый арктический комплекс, приуроченный к равнинным водоемам. В отличие от своих хозяев-рыб, среди которых арктический комплекс формировался из холодолюбивого бореального предгорного комплекса и морских вселенцев, арктические миксоспоридии могли возникнуть и от эвритермных бореальных равнинных форм, например, *Myxobolus lotae* от *M. mülleri*.

Арктический пресноводный комплекс миксоспоридий не богат видами, чему способствуют: а) небольшое число хозяев-рыб, относящихся к данному комплексу (14 видов), б) сравнительная молодость комплекса, в) еще слабая изученность водоемов Сибири. Возможно, к этому комплексу следует причислить солоноватоводных паразитов колюшек: *Muxidium gasterostei*, *Myxobilatus gasterostei*, *M. medius*, *M. schulmani*, *Sphaerospora elegans*, *Henneguya pungitii*, что, однако, нуждается в серьезной проверке.

После того, как прервалась бассейновая связь Южной Азии с Голарктической областью, вся бореальная равнинная фауна и происшедшие от нее комплексы оказались изолированными от исходной индийской. Вместе с тем, в процессе медленного поднятия Центральной и Средней Азии от индийской фауны происходило обособление передне-азиатской фауны, формировавшейся в условиях бессточных водоемов горного питания области сухих субтропиков (Турдаков, 1963; Яковлев, 1964) и подвергавшейся влиянию факторов плювиальных эпох (Касымов. 1972).

Формирование этого комплекса началось в нижнем плиоцене, но окончательно он сформировался в плейстоцене (Абдурахманов, 1960; Касымов, 1972). Общее обеднение комплекса отразилось и на миксоспоридиях, чему в значительной мере способствовало влияние быстрого течения водоемов горного питания.

В процессе дальнейшей адаптации к продолжающемуся поднятию гор в конце миоцена — начале плиоцена из передне-азиатской фауны

возникает небольшой, но весьма своеобразный нагорно-азиатский комплекс (Турдаков, 1946; Никольский, 1947, 1953; Яковлев, 1961, 1964). Миксоспоридии данного комплекса отличаются глубокой специализацией и узкой адаптированностью к своим хозяевам. что четко выделяет эту сравнительно небольшую по числу видов группу.

На примере зоогеографического анализа миксоспоридий мы убедились, что паразитологические данные очень хорошо иллюстрируют, педчеркивают и дополняют сведения по истории фауны, полученные в результате ихтиологических, гидробиологических, палеонтологических и геологических исследований. Это и не удивительно, так как паразиты, в том числе и миксоспоридии, тесно связаны в своем существовании со свободноживущими хозяевами, с их экологией, взаимными пищевыми и иными связями, равно как и с их историей. При этом каждая группа паразитов в большей степени реагирует на одни факторы и в меньшей степени — на другие. Так, выяснилось, что трансгрессии, сопровождавщиеся залитием равнинных участков рек — более существенный фактор для микроспоридий, чем температура. На примере сопоставления бореального равнинного и бореального предгорного комплексов видно, какую важную роль в распространении этих паразитов играет характер течения рек. Наконец, изучение фауны миксоспоридий морских водоемов показало решающее значение для них таких явлений, как солевая стратификация, приводящая к заражению морских глубин сероводородом (Донец, 1976).

Вместе с тем зоогеографический анализ миксоспоридий весьма полезен для зоогеографической науки в целом, равно как и для изучения генезиса всей фауны водоемов. В тех случаях, когда данные по миксоспоридиям совпадают с данными ихтиологов, их концепции находят дополнительные, иногда очень существенные подтверждения. Если же такого совпадения нет, паразитологические данные приобретают особую ценность, поскольку подчеркивают те детали генезиса водоемов и их фауны, которые не так четко проступают при исследовании рыб или других компонентов гидрофауны.

Способность миксоспоридий в разной степени реагировать на различные экологические факторы с лихвою окупается при учете возможно большего числа групп паразитов. Моногенетические сосальщики, например, в большей степени будут зависеть от эволюции и экологии их хозяев-рыб и от температурного фактора, а трематоды, цестоды и скребни — от состава всей гидрофауны и от пищевых и иных связей внутри ее. Использование всех групп паразитов значительно увеличит ценность привлечения паразитологических данных для зоогеографии. Эти данные, большей частью четко иллюстрирующие выводы ихтиологов и зоогеографов, в некоторых случаях вступают как будто в определенные противоречия с ними. Однако более углубленное исследование свободноживущей фауны (в том числе и рыб) в дальнейшем часто приходит в соответствие с указаниями паразитологов. Так, паразитологические данные, как показали В. А. Догель и О. Х. Ахмеров (1946), не подтвердили выводы Л. С. Берга (1909, 1949) о связях между некоторыми бореальными равнинными и китайскими карповыми. Эта точка зрения была в дальнейшем поддержана Г В. Никольским (1955, 1956), показавшим, что китайские карповые относятся к другому подсемейству — Cultrinae которое, в свою очередь, входит не в группу Leuciscina, а в группу Barbina. Позднее более глубокие паразитологические исследования (Гусев, 1955, Ройтман, 1963 а, б; Стрелков и Шульман, 1964, 1971) в общих чертах подтвердили правильность взглядов Г В. Никольского на происхождение ихиофауны Амура и в общем совпали с его представлениями о фаунистических комплексах. В то же время паразитологические данные в некоторых деталях (например. трактовка верхнетретичного и понтокаспийского комплексов) несколько не совпа-

дают со взглядами Г В. Никольского (1947, 1953), но зато в большей степени соответствуют представлениям В. Н. Яковлева (1964).

На основании собственного анализа миксоспоридий нам кажется, что усачей нельзя включать в понто-каспийский комплекс даже в том случае, когда они живут в Понто-Каспийской и Балтийской провинциях. В пользу такого вывода говорит наличие на всех усачах Передней Азии, Средней Азии, бассейнов Черного, Каспийского и Аральского морей общих, характерных только для них паразитов, в частности, миксоспоридий *Myxosoma branchialis*, *Myxobolus lobatus*, к которым на Кавказе и в Средней Азии присоединяются другие виды: *Myxobolus rachmani*, *M. musajevi*, *Chloromyxum donecae*, паразитирующие как на усачах, так и на близкой к ним храмуле. Ярким доказательством переднеазиатского происхождения усача может служить цестода *Batybothrium rectangulum*, которая широко распространена у усачей и храмули Кавказа. Закавказья и Средней Азии, а с другой стороны встречена в горной части Дуная — в Карпатах. Все это свидетельствует скорее в пользу предположения, что широкораспространенные в Передней и Средней Азии усачи, которых следует причислять к передне-азиатскому комплексу, сумели внедриться в равнинные водоемы бассейнов Черного, Каспийского и Аральского морей. В процессе адаптации к новым для них условиям они приобрели и новых специфичных миксоспоридий: *Myxobolus cordis*. Мы как бы застаем усачей в момент их адапатации, притирания к новому образу жизни в равнинных водоемах, в момент вхождения в новый для них комплекс.

Говоря о передне-азиатском и нагорно-азиатском комплексах, следует обратить внимание на то, что их генезис в общем свидетельствует о независимом от бореального равнинного комплекса происхождении непосредственно от индийской фауны. Поэтому не лишены основания взгляды П. Банареску (Bănăresky, 1964, 1970, 1975), включающего Западно-Азиатскую (Анатолийская и Иранская провинции) и Нагорно-азиатскую (без Западно-монгольской провинции) подобласти не в Голарктическую область, а в Сино-Индийскую. На достоверность этих предположений указывает ничтожное число бореальных равнинных и отсутствие бореальных предгорных видов среди миксоспоридий Нагорно-азиатской подобласти, а также резкое сокращение их числа в верхних участках Куры, Аракса и других рек на границе с Иранской провинцией.

Мы уже упоминали о находках *Myxobolus salmonis* у форели из горных водоемов Крыма, оз. Севан и, возможно, из водоемов Памира. Это несомненное свидетельство былых связей лососевых из указанных трех пунктов и горного происхождения представителей рода Salmo, что хорошо согласуется со взглядами В. Н. Яковлева (1955).

Наконец, интересны данные о паразитофауне сомов. Л. С. Берг (1949) и вслед за ним другие ихтиологи, в том числе Г В. Никольский (1956), считают сомов из Амура и Китая, с одной стороны, Европы и Средней Азии — с другой типичными представителями верхнетретичного комплекса с ареалом, разорванным во время четвертичного похолодания. В этом случае мы вправе были ожидать полного или почти полного совпадения паразитофауны сомов, как это, например, имеет место у представителей рода Huso. Между тем, сомовые Амура и Китая с одной стороны, а с другой — Европы и Средней Азии не имеют ни одного общего паразита. Некоторые виды. например, *Orientocreadium siluri* у среднеазиатско-европейских сомов и *Orientocreadium pseudobagri* у китайско-амурских сомов хотя и не совпадают, но относятся к одному роду, характерному для водоемов Индии. То же можно сказать о моногениях рода *Ancylodiscoides* (Гусев, Стрелков, 1960). Сомы Китая и Амура имеют заметно более богатую паразитофауну. Такие различия не могли возникнуть за сравнительно короткий промежуток времени.

Это дало В. А. Догелю и А. Х. Ахмерову (1946), а затем Ю. А. Стрелкову и С. С. Шульману (1964, 1971) основание предположить, что сомовые Китая, Дальнего Востока и сомовые Европы, Передней и Средней Азии являются группами, самостоятельно двигавшимися из общего центра — Индии — на северо-восток и северо-запад. Путь через водоемы Китая в Амур был сравнительно легким, что в бо́льшей степени обеспечило сохранение исходной паразитофауны. Путь на северо-запад был сильно затруднен. Поднятие гор в Передней и Средней Азии, аридизация климата, более частые и резкие смены условий существования привели к потере большинства паразитов индийского происхождения. Так, на амурских и китайских сомах встречается более 20 видов *Ancylodiscoides* в то время, как у европейских и среднеазиатских сомов их только 3. Лишены они и широкораспространенной в Индии, Китае и Амуре трематоды *Isoparorchis pseudobagri*. По направлению к предгорьям Памира резко увеличивается зараженность трематодой *Orientocreadium siluri* появляются нематоды из индийского рода Procamallanus. Наконец, южнее р. Куры встречаются виды недавно открытого рода *Bychovskycreadium*, не встречающиеся в Европе (Микаилов, 1976).

Хороший пример дают и миксосподии. Сомовые из водоемов Китая имеют 5 видов. Европейские и кавказские сомы не имеют специфичных видов миксоспоридий. Единственный специфичный вид *Sphaerospora schulmani* появляется лишь в предгорьях Памира (р. Сурхандарья).

Все это заставляет нас присоединиться к мнению Ю. А. Стрелкова и С. С. Шульмана (1964, 1971) и считать сомов и их специфичных паразитов, в том числе *S. schulmani* представителями индийской фауны.

Ископаемые остатки представителей рода *Silurus* найдены в нижнем миоцене Приаралья; в Европе они, а также представители рода *Parasilurus*, появляются позднее — в плиоцене. Ископаемые остатки сомов были найдены и в Сибири. Пока трудно решить, к какой группе сомов — европейско-среднеазиатской или китайско-амурской они относятся. Однако, если предположить, что проникновение сомов в реки Китая и в Амур, как уже упоминалось выше, произошло другим путем, станет понятным полное несовпадение паразитофауны сомов Европы, Кавказа и Средней Азии, с одной стороны, и китайских водоемов вместе с Амуром — с другой. По всей вероятности. сомы и после переселения из Индии в другие зоогеографические регионы сохранили свою приверженность к исходному комплексу. Аналогичное явление можно наблюдать в Амуре и китайских водоемах, где без всяких изменений сохранились другие представители индийского равнинного комплекса: змееголов, косатки и др.

Конечно, паразитологические данные — не всегда истина в последней инстанции. Очень возможно, что при сопоставлении с другими данными им можно будет дать другое толкование. Однако, даже в этих случаях важен сам факт, что несовпадение выводов паразитологов и ихтиологов будит мысль и заставляет искать новые доказательства, что, в свою очередь, способствует углублению наших представлений о генезисе гидрофауны. Таким образом, зоогеографический анализ паразитов рыб, в том числе и миксоспоридий, может принести значительную пользу при изучении истории водоемов и их гидрофауны.

ЛИТЕРАТУРА

Абдурахманов Ю. А. История формирования современного рыбного населения пресных вод Азербайджана. — Тр. Инст. зоологии АН Аз.ССР, 1960, т. 21, с. 56—81.

Абдурахманов Ю. А. Рыбы пресных вод Азербайджана. Баку, изд. АН Аз.ССР, 1962, 404 с.

Ашурова М. Зоогеографический анализ паразитофауны рыб Тибетской провинции Нагорно-азиатской подобласти. — Зоол. журн. 1973, т. 52, вып. 11, с. 1602—1606.
Бауер О. Н. Зоогеографическое районирование паразитофауны рыб Сибири. — Реф. сб. Зап.-Сиб. фил. АН СССР, 1948, с. 63—68.
Бауер О. Н. Паразитофауна сигов СССР, ее зоогеографическая характеристика и рыбохозяйственное значение. — Тр. Бараб. отд. ВНИОРХ, 1950, т. 4, с. 59—76.
Берг Л. С. Разделение Палеарктики на зоогеографические области на основании распространения рыб. — Тр. 1. Всесоюзн. геогр. съезда 1933 г., вып. 3. Л., Изд. Геогр. общ., 1934, с. 3—10.
Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, ч. 3, изд. 4, Определители по фауне СССР, № 30. Изд. АН СССР, М.—Л., 1949, с. 929—1382.
Бочарова Т. А., Донец З. С. Новые виды (Myxosporidia Cnidosporidia) из рыб водоемов Васюганья. — Паразитология, 1974, т. 8, вып. 1, с. 74—76.
Гаврилова Н. Г Зоогеографический анализ паразитов рыб Аму-Дарьи и Сыр-Дарьи в пределах Туркестанской провинции. — Паразитология, 1968, т. 2, вып. 3, с. 232—236.
Гаврилова Н. Г Формирование паразитофауны рыб Кайрак-Кумского водохранилища. — Автореф. канд. дисс. ЗИН АН СССР, Л., 1969, 17 с.
Гвоздев Е. В. Паразитофауна рыб Нагорно-азиатской подобласти. К вопросу о зоогеографическом положении. — Изв. АН КазССР, 1945, серия паразитол., вып. 4, с. 38—44.
Гвоздев Е. В., Агапова А. И. К формированию современной фауны паразитов рыб Балхаш-Илийского бассейна. — Тр. Инст. зоол. АН КазССР, 1960, т. 12, с. 183—191.
Гогебашвили И. В. Паразитические простейшие рыб бассейна реки Куры (в пределах Грузии). — Автореф. канд. дисс. Тбилисский гос. универ., Тбилиси, 1970, 20 с.
Гусев А. В. Моногенетические сосальщики рыб системы реки Амур. — Тр. ЗИН АН СССР, 1955, т. 19, с. 171—398.
Гусев А. В., Стрелков Ю. А. Ancylodiscoides (Monogenoidea) дальневосточных сомов (Silurus и Parasilurus). Анализ морфологии и эволюции группы. — Тр. ЗИН АН СССР, 1960, т. 28, с. 197—255.
Данияров М. Ф. Фауна и экология паразитов рыб бассейна реки Кафирнигана. — Автореф. канд. дисс. ГосНИОРХ, Л., 1976, 28 с.
Джалилов У Д. Паразитофауна рыб реки Вахш и пойменных озер. — Автореф. канд. дисс. ГосНИОРХ, Л., 1966, 20 с.
Джалилов У Д. Гаврилова И. Г Зоогеографический анализ паразитов рыб Туркменской провинции Средиземноморской подобласти. — Зоол. журн., 1967, т. 46, вып. 2, с. 274—276.
Догель В. А. Влияние прерывистого распространения хозяина на его паразитофауну. — Изв. АН Каз. ССР, 1945, сер. зоол., вып. 4, с. 5—8.
Догель В. А. Значение паразитологических данных для решения зоогеографических вопросов. — Зоол. журн., 1947, 2 в., вып. 6, с. 481—492.
Догель В. А., Ахмеров А. Х. Паразитофауна рыб Амура и ее зоогеографическое значение. — Тр. Юбилейн. научн. сессии ЛГУ, биол. науки. Л., изд. ЛГУ, 1946, с. 171—178.
Догель В. А., Боголепова И. И., Смирнова К. В. Паразитофауна рыб озера Байкал и ее зоогеографическое значение. — Вест. ЛГУ, 1949, вып. 7, с. 13—34.
Догель В. А., Гвоздев Е. В. О желательности упразднения особой Нагорно-Азиатской подобласти в зоогеографии рыб. — Изв. АН Каз.ССР, 1945, сер. зоол., вып. 4, с. 20—30.
Донец З. С. Некоторые особенности распространения миксоспоридий в пресноводных водоемах УССР. — В кн.: Проблемы паразитологии. Тр. IV научн. конфер. паразит. УССР. Киев, изд. АН УССР, 1963, с. 441—444.
Донец З. С. Зоогрогафическая характеристика слизистых споровиков (Myxosporidia) пресноводных рыб УССР. — Паразитология, 1967, т. 1, вып. 3, с. 185—190.
Донец З. С., Вартанян Л. К., Мкртчян З. А. Новый вид миксоспоридий (Myxosporidia, Cnidoosporidia) из мышц форели. — Биол. журн. Армении, 1973, т. 26, № 3, с. 84—85.
Екимова И. В. Паразитофауна рыб реки Печоры. — Автореф. канд. диссерт. ЗИН АН СССР, Л., 1971, 20 с.
Кандилов Н. К. Паразитические простейшие рыб бассейна реки Куры. — Автореф. канд. диссерт. ЗИН АН СССР, Л., 1964, 15 с.
Касымов А. Г Зоогеографический анализ и история развития пресноводной фауны р. Куры. — Изв. АН Азерб. ССР, сер. биол. и мед. наук, 1963, № 3, с. 45—56.
Касымов А. Г. Гидрофауна Нижней Куры и Мингечаурского водохранилища. Баку, изд. АН АзССР, 1965, 371 с.
Касымов А. Г Пресноводная фауна Кавказа. Баку, изд. «ЭЛМ», 1972, 285 с.
Коновалов С. М. Дифференциация локальных стад нерки Oncorhynchus nerka (Walbaum). Л., «Наука», 1971, 228 с.
Левашов М. М. Гельминто-фаунистический статус СССР и опыт характеристики

гельминтов по эколого-географическим зонам. — Тр. ГеЛАН СССР, 1950, т. 6, с. 392—396.
Левашов М. М. К истории и методологии гельминтогеографии. — В кн.: Работы по гельминтологии. М., изд. АН СССР, 1958, с. 195—199.
Левашов М. М. О принципах изучения географии гельминтов. — Тр. ГеЛАН СССР, 1959, т. 9, с. 151—154.
Линдберг Г У История фауны типично пресноводных рыб Западной Европы. — В кн.: Памяти академика Л. С. Берга. Л., изд. АН СССР, 1955, с. 421—442.
Линдберг Г. У. Четвертичный период в свете биогеографических данных. М.—Л., изд. АН СССР, 1955, 334 с.
Линдберг Г У. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. Л., «Наука», 1972, 548 с.
Мамаев Ю. Л., Ошмарин П. Г Особенности распространения некоторых гельминтов дальневосточных лососевых рыб. — В кн.: Паразитические черви животных Приморья и Тихого океана. М., 1963, с. 114—127.
Микаилов Т. К. Паразиты рыб водоемов Азербайджана. Баку, изд. «Элм», 1975, 298 с.
Мирошниченко А. Н. Новый вид миксоспоридии с крымского усача. — Паразитология, 1979, т. 13, вып. 3, с. 228—229.
Митенев В. К. К эколого-географическому анализу фауны паразитов рыб рек Кольского полуострова. — В кн.: Материалы рыбохоз. исследов. Северного бассейна, т. 21, Мурманск, 1972, с. 260—271.
Митенев В. К., Шульман Б. С. Моногенеи с рыб некоторых пресноводных водоемов Кольского полуострова. — Паразитология, 1975, т. 9, вып. 3, с. 220—226.
Никольский Г В. О биологической специфике фаунистических комплексов и значении ее анализа для зоогеографии. — Зоол. журн., 1947, т. 26, вып. 3, с. 221—232.
Никольский Г В. О методике зоогеографических исследований. — Вопросы географии, 1951, т. 24, с. 263—275.
Никольский Г В. О биологической специфике фаунистических комплексов и значение их анализа для зоогеографии. — В кн.: Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.—Л., изд. АН СССР, 1953, с. 65—76.
Никольский Г В. Основные закономерности формирования и развития речной ихтиофауны. — В кн.: Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.—Л., изд. АН СССР, 1953, с. 77—90.
Никольский Г В. Рыбы бассейна Амура. М., изд. АН СССР, 1956, 551 с.
Османов С. О. Некоторые вопросы зоогеографии паразитов рыб Узбекистана. — Тр. Зоол. инст. АН СССР, 1965, т. 35, с. 57—60.
Османов С. О. Зоогеография паразитов речных рыб Узбекистана. — Узб. биол. журн., 1965, № 3, с. 58—61.
Османов С. О. О составе и происхождении паразитофауны рыб Аральского моря. — Вестн. Каракалпак. фил. АН УзССР, 1967, вып. 3—4, с. 57—63.
Османов С. О. Паразиты рыб Узбекистана. Ташкент, изд. «ФАН» Уз.ССР, 1971, 532 с.
Петрушевский Г К., Бауер О. Н. Зоогеографическая характеристика паразитов рыб Сибири. — Изв. ВНИОРХ, т. 27, 1948, с. 217—231.
Ройтман В. А. Гельминтофауна рыб бассейна реки Зеи и ее эколого-географическая характеристика. — Автореф. канд. диссерт. ВИГИС, М., 1963, 18 с.
Ройтман В. А. Зоогеографическая характеристика и пути формирования гельминтофауны рыб р. Зеи (бассейн Амура). Helminthol., 1963, Bd. 4, S. 404—412.
Ройтман В. А. Нематоды рыб бассейна реки Зеи. — Тр. Гельминтол. лабор. АН СССР, 1963, т. 13, с. 253—300.
Рустамов А. К. Фаунистический комплекс — единица орнитогеографического анализа. — Тез. докл. 5-й Прибалт. орнит. конфед. Тарту, 1963, с. 174—175.
Стрелков Ю. А., Шульман С. С. Итоги работ Амурской ихтиопаразитологической экспедиции 1957—1979 гг. — Вопр. ихтиол., 1964, т. 4, вып. 1, с. 162—177.
Стрелков Ю. А., Шульман С. С. Эколого-фаунистический анализ паразитов рыб Амура. — Паразитол. сборн. ЗИН АН СССР, т. 25, 1971, с. 196—292.
Трофименко В. Я. Гельминтофауна рыб пресных вод азиатской Субарктики. Эколого-географическая характеристика и история формирования. — Автореф. канд. диссерт., ВИГИС, М., 1969, 16 с.
Турдаков Ф. А. Ихтиофауна среднеазиатских нагорий и вопрос о происхождении ихтиофауны Средней Азии. — Зоол. журн., 25, вып. 6, 1946, с. 543—550.
Турдаков Ф. А. Рыбы Киргизии. Фрунзе, изд. Киргиз. ФАН СССР, 1952, 171 с.
Турдаков Ф. А. Рыбы Киргизии. Изд. 2-ое Фрунзе, изд. АН Киргиз. ССР, 1963, 283 с.
Чернова Т. Н. Паразитофауна рыб некоторых водоемов Колхидско-Анатолийского участка. — Автореф. канд. дисс. Гос. НИОРХ, Л., 1973, 30 с.
Штегман Б. К. Основы орнитогеографического деления Палеарктики. — Изв. АН СССР, 1937, № 4, с. 1149—1164.

Штегман Б. К. Основы орнитогеографического деления Палеарктики. Фауна СССР. Птицы, т. 1, в. 2, М.—Л., изд. АН СССР, 1938, 164 с.
Шульман С. С. Паразиты рыб водоемов Латвийской ССР. — Тр. Гельминтол. лабор. АН СССР, 1950, т. 4, с. 278—281.
Шульман С. С. Значение данных по паразитам рыб для смежных дисциплин. — Тр. проблем. и темат. совещ. Зоол. инст. АН СССР, 1954, т. 4, с. 153—162.
Шульман С. С. Обзор фауны паразитов осетровых рыб СССР. — Тр. Ленингр. общ. естествоиспыт., 1954, т. 72, вып. 4, с. 190—255.
Шульман С. С. О специфичности паразитов рыб. — Зоол. журн., 1954, т. 33, вып. 1, с. 14—25.
Шульман С. С. Зоогеографический анализ паразитов пресноводных рыб СССР. — В кн.: Основные проблемы паразитологии рыб. М.—Л., изд. ЛГУ, 1958, с. 184—230.
Яковлев В. Н. Пресноводные рыбы из плиоценовых отложений Иртыша. — Бюлл. Моск. об»ва испыт. прир., сер. биол., 1955, т. 60, вып. 4, с. 127.
Яковлев В. Н. Рыбы из миоценовых отложений Сибири. — Палеонтол. журн., 1959, № 3, с. 107—111.
Яковлев В. Н. История пресноводной ихтиофауны СССР и некоторые вопросы зоогеографии. — Автореф. канд. диссерт. Лимнол. инст., 1960, 20 с.
Яковлев В. Н. Распространение пресноводных рыб неогена Голарктики и зоогеографическое районирование. — Вопрс. ихтиол., 1961, т. 1, в. 2 (19), с. 209—220.
Яковлев В. Н. История формирования фаунистических комплексов пресноводных рыб. — Вопр. ихтиол., 1964, т. 4, в. 1 (30), с. 10—22.
Bănărescu P. Principii si probleme de Zoogeografie. Ed. Acad. Rep. Socialiste Romania. 1970, 260 p.
Bănărescu P. Principles and problems of zoogeography. Washington—Belgrad, 1975, 214 p.

НОВЫЙ РОД МИКРОСПОРИДИЙ *DIFFINGERIA (= WEISERIA) SPINOSA* (GOLBERG, 1971) ИЗ КОМАРОВ *CULEX PIPIENS* (DIPTERA, CULICIDAE)

И. В. Исси

Микроспоридии таких кровососущих насекомых как комары Culicidae и мошки Simuliidae относятся к наиболее полно и хорошо изученным группам. Однако в последнее десятилетие и у этих насекомых были выявлены новые виды и роды микроспоридий.

Материал по микроспоридии, паразитирующей у комара *Culex pipiens pipiens* (Diptera, Culicidae), был передан нам сотрудницей Института медицинской паразитологии и тропической медицины имени Е. И. Марциновского, А. М. Гольберг. При сборе личинок, куколок и взрослых комаров, погибших в природе от энтоморфтороза, были найдены личинки, зараженные микроспоридией. Ее споры имели определенное сходство (каплевидная форма, билатеральная симметрия, наличие шипиков и ребер) со спорами рода *Weiseria* (Doby, Saquez, 1964). Это послужило основанием для провизорного отнесения новой микроспоридии к этому роду и при опубликовании результатов экологических наблюдений за вызванной ею эпизоотией она была названа, до полного описания вида, *Weiseria spinosa* (Гольберг, 1971).

Однако в дальнейшем при изучении по материалам сборов А. М. Гольберг и Г Е. Ермаковой жизненного цикла микроспоридии (главным образом, спорогонии) были выявлены такие особенности ее развития, которые сделали необходимым выделение микроспоридии в новый род. Описание этого нового рода и составляет содержание настоящей статьи.

Материал и методика

Больные и мертвые личинки, куколки и взрослые комары *Culex pipiens* L. были собраны в Московской области в водоемах и на местах выплода в прибрежной растительности в конце лета и осенью 1968—1970 гг. Материал хранился при температуре 4—5° либо в дистиллированной воде, либо в 70°-ном спирте, либо в глицерине. Стадии развития изучались на сделанных при сборах из больных личинок мазках, которые были зафиксированы метанолом и окрашены по Романовскому-Гимза. Живые споры изучались в световом микроскопе, затем фиксировались метанолом и окрашивались по Романовскому-Гимза, или железным гематоксилином по Гейденгайну или Вейгерту. Также живые споры с небольшим количеством воды без фиксации были помещены под покровное стекло, обведенное глицерин-желатиной, и сфотографированы. Некоторые насекомые были зафиксированы в жидкости Буэна для приготовления из них гистологических срезов. Вследствие начавшейся до фиксации мацерации тканей нам не удалось получить срезы удовлетворительного качества, но они дали возможность определить локализацию паразита в организме хозяина.

При изучении мазков и вскрытии фиксированных насекомых удалось получить данные по жизненному циклу паразитического простейшего, начиная со второй шизогонии.

Хозяин: комар *Culex pipiens pipiens* на всех фазах развития.

Локализация: жировое тело и слюнные железы.

Место обнаружения: Московская область, поля фильтрации в Загорье, Булатникове и Н. Мневниках, конец июля — сентябрь 1968—1970 годов.

Стадии развития микроспоридии. Вторая шизогония (гамогония). Самой ранней стадией развития микроспоридии на мазках из личинок последнего возраста были лентовидные шизонты. Они представляли собой многоядерные плазмодии удлиненной формы с беспорядочным расположением ядер (рис. 1). Затем в шизонте появлялись попарно расположенные ядра (диплокарионы) и плазмодий распадался на отдельности, содержащие каждая по 2 ядра — аутогаметы. Аутогаметы этого вида микроспоридий, в сравнении с таковыми других видов, относительно мелкие, большинство около 3 мкм, и не превышают 5 мкм. Парные ядра небольшие и окаймлены широкой зоной цитоплазмы. Зигота и стадии митотического деления достигают 5,5 мкм. Очевидно процесс аутогамии в цикле этого вида очень кратковременен: на мазках можно найти одновременно значительное количество лентовидных шизонтов и стадий спорогонии, в то время как аутогаметы и стадии митоза единичны.

Спорогония. На мазках представлено большое количество споронтов с разным числом ядер от 2 до 16, изредка больше. Цитоплазма споронтов густо окрашивается в фиолетовые тона, ядра некрупные, компактные, но эозином окрашиваются плохо (рис. 1). В процессе дальнейшего развития микроспоридии вокруг ядра споронта обособляется цитоплазма и образуются споробласты. Вначале споробласты имеют правильную округлую форму, их цитоплазма окрашивается в нежно-сиреневые тона и сильно вакуолизирована, ядра ярко-розовые, хроматин располагается в них неравномерно. Затем ядра укрупняются и теперь окрашиваются слабо. По мере дальнейшего развития ядра споробластов вновь принимают характерный вид диплокариона. Споробласты не окружены четко выраженной панспоробластической оболочкой и сдерживаются, вероятно, по несколько вместе остатками цитоплазмы материнской клетки. На мазках панспоробласты редко сохраняют свою целостность, распадаясь на отдельные споробласты. Размеры округлых споробластов около 3,5 мкм. Постепенно споробласты вытягиваются, достигая размера 9.6 $\times$ 3.6 мкм и приобретают веретеновидную форму. На этой стадии они имеют 2 компактных ядра. Из веретеновидных споробластов формируются споры.

Молодые споры размером 6—8 (чаще 6—7.3) $\times$ 3—3.6 мкм имеют типично грушевидную форму и тонкую оболочку с гладкой поверхностью (рис. 2). В сравнении со зрелыми спорами они значительно крупнее, содержат одно крупное розовое ядро и две удлиненные трубчатые структуры, окрашенные в бледно-розовый цвет. На этой стадии споры соединены друг с другом тонкими цитоплазматическими тяжами, отходящими от их широких полюсов (рис. 2). Впоследствии, очевидно, из этих тяжей на заднем полюсе зрелой споры формируется один крупный выступ или несколько мелких шипиков.

В процессе созревания споры происходит редукционное деление ядра. В нескольких случаях на разных спорах одного панспоробласта можно было проследить, как образовавшийся при редукционном делении остаточный хроматин, окруженный небольшим количеством цитоплазмы, постепенно мигрирует к заднему полюсу споры и затем выбрасывается за пределы ее оболочки. В результате этого происходит значительное изменение размеров спор, их длина с 7—8 мкм уменьшается

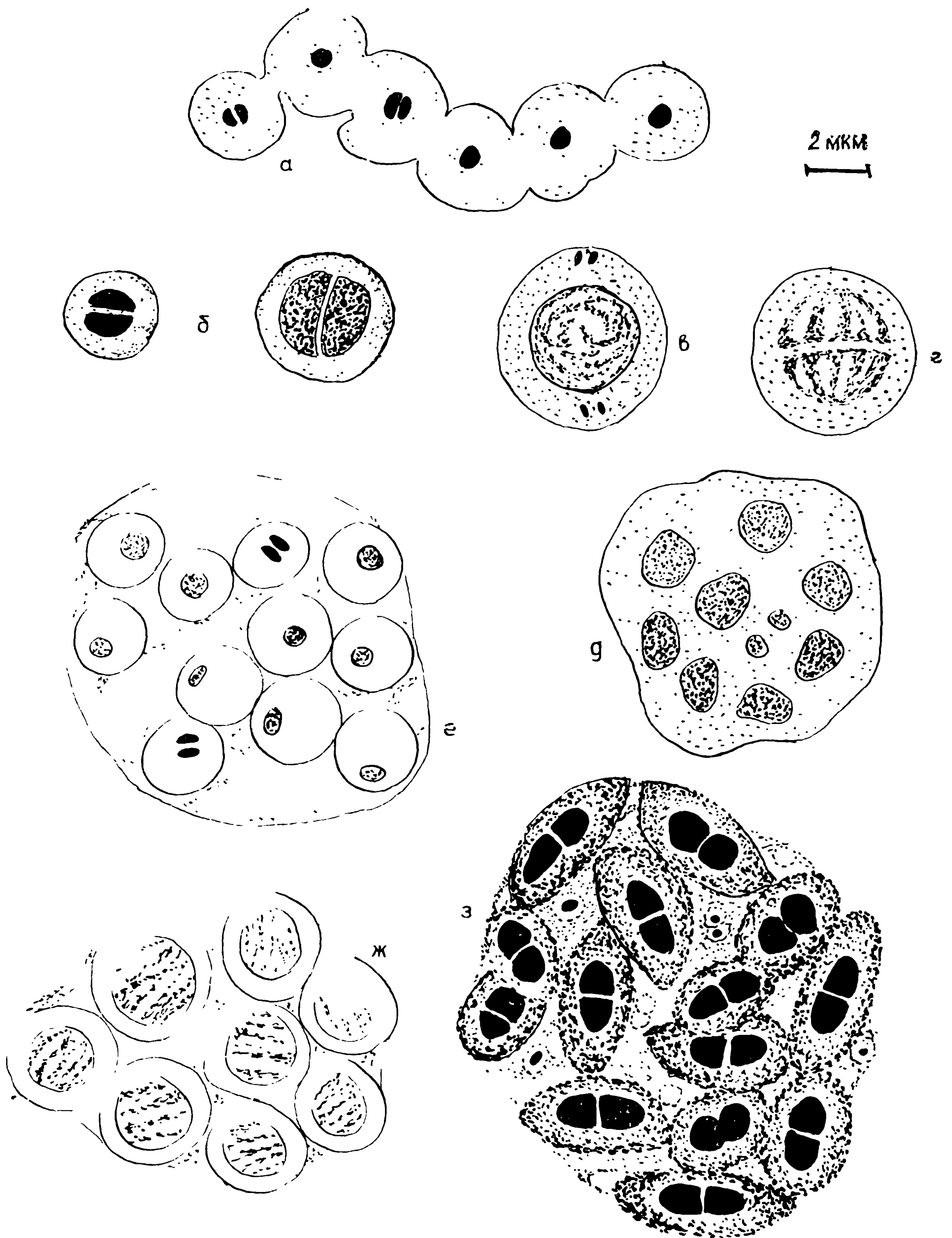


Рис. 1. Стадии развития Diffingeria spinosa (Golberg, 1971):
а — лентовидный шизонт; *б* — диплокарионы (аутогаметы); *в* — зигота; *г* — митоз; *д* — многоядерный споронт; *е—з* — споробластогенез.

до 4.8—6 (чаще 4.8—5.4) мкм (рис. 2). В этот период споры еще окрашиваются в густо-фиолетовые тона и имеют тонкую оболочку.

При окончательном созревании споры перестают окрашиваться по Романовскому-Гимза, их форма сильно изменяется. Оболочка зрелой споры утолщается, на ней появляются еле заметные продольные ребра, на заднем широком полюсе споры образуется несколько мелких шипиков, центральный выступ может быть утолщен в виде набалдашника. Передний узкий (около 1.8 мкм) полюс уплощается. В поперечном сечении споры становятся билатерально-симметричными, со «спинной» плоской и «брюшной» выпуклой сторонами. Идущие по бокам продольные ребра несут по своей длине несколько утолщений, которые при све-

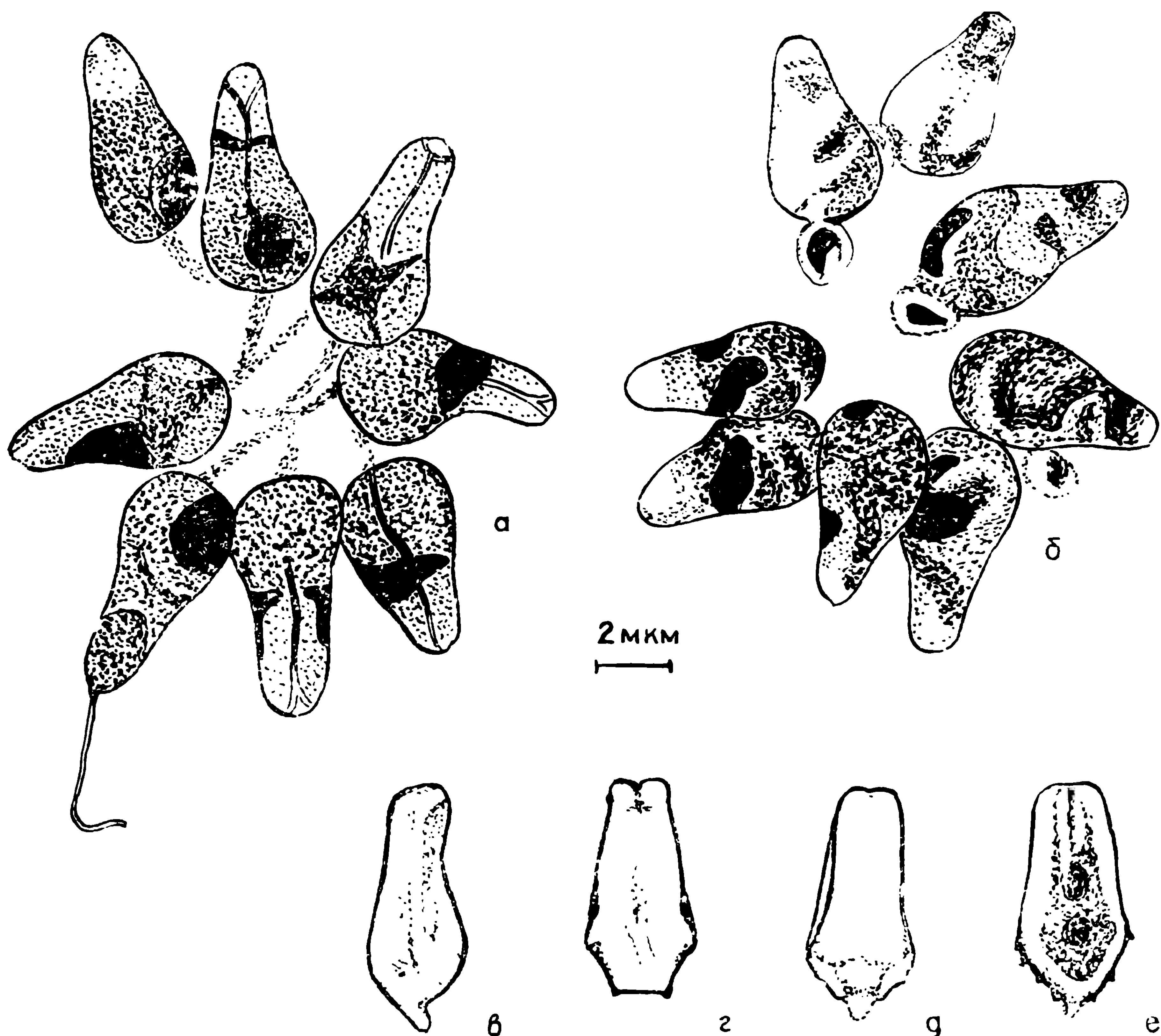


Рис. 2. Спорообразование Diffingeria spinosa (Golberg, 1971):

а — панспоробласт с грушевидными спорами, между которыми видны цитоплазматические тяжи; *б* — редукционное деление ядра споры; *в—д* — живые споры (сбоку, сзади, спереди); *е* — спора, окрашенная железным гематоксилином.

товой микроскопии выглядят, как маленькие шипики. Они у разных спор могут быть бо́льшего или ме́ньшего размера, что, возможно, зависит от степени зрелости споры.

Размеры живых зрелых спор в водных препаратах равны 5.6—7,2 × × 2.4—3 мкм. После фиксации и окраски по Романовскому-Гимза их размеры 4.8—6 × 2.4—3 мкм. В окрашенной споре видны 2 ядра, обычно расположенные одно за другим по длине споры, поляропласт и трубковидная структура (полярный сак?), описанная также для спор W. laurenti (Doby, Saguez, 1964).

При добавлении воды к слегка подсушенному препарату с живыми спорами они очень легко выбрасывали короткие и сравнительно толстые полярные нити, четко видимые в светлом поле микроскопа при увеличении ×210. Длина нитей находилась в пределах 15—25 мкм и редко бывала больше. Наиболее интересным было то, что к экструзии нитей были способны как зрелые споры, так и споры, имеющие грушевидную форму и тонкую оболочку.

Наблюдения показали, что массовое образование билатерально-симметричных спор с толстой оболочкой происходит, главным образом, во взрослых насекомых, а в личинках преобладают грушевидные споры. В водных препаратах панспоробласты имеют сферическую форму, в них образуется разное число спор: обычно 6, 8, 12, 16, изредка 2 или 4. Диаметр панспоробласта, образующего 12 спор, был равен 14.5 мкм.

Систематическое положение. Определение систематического положения микроспоридии имело свои трудности: по характеру

спорогонии вид мог быть отнесен к роду *Stempellia*, по морфологии зрелой споры — к роду *Weiseria*. Основываясь на особенностях спорогонии этой микроспоридии, при которой последовательно образуются инвазионные споры двух типов, и на морфологии зрелой споры, мы считаем возможным отнести эту микроспоридию к новому роду.

Диагноз

Diffingeria gen. n. Микроспоридия, при делении споронтов которой образуются панспоробласты с разным числом спор. В процессе спорогонии из одного споробласта может последовательно образоваться два типа инвазионных спор. Споры второго типа образуются в результате редукционного деления ядер спор первого типа. Споры первого и второго типов различаются по форме.

Новый род отличается от родов *Stempellia* и *Weiseria* последовательным превращением спор одного типа в другой и морфологией зрелой споры.

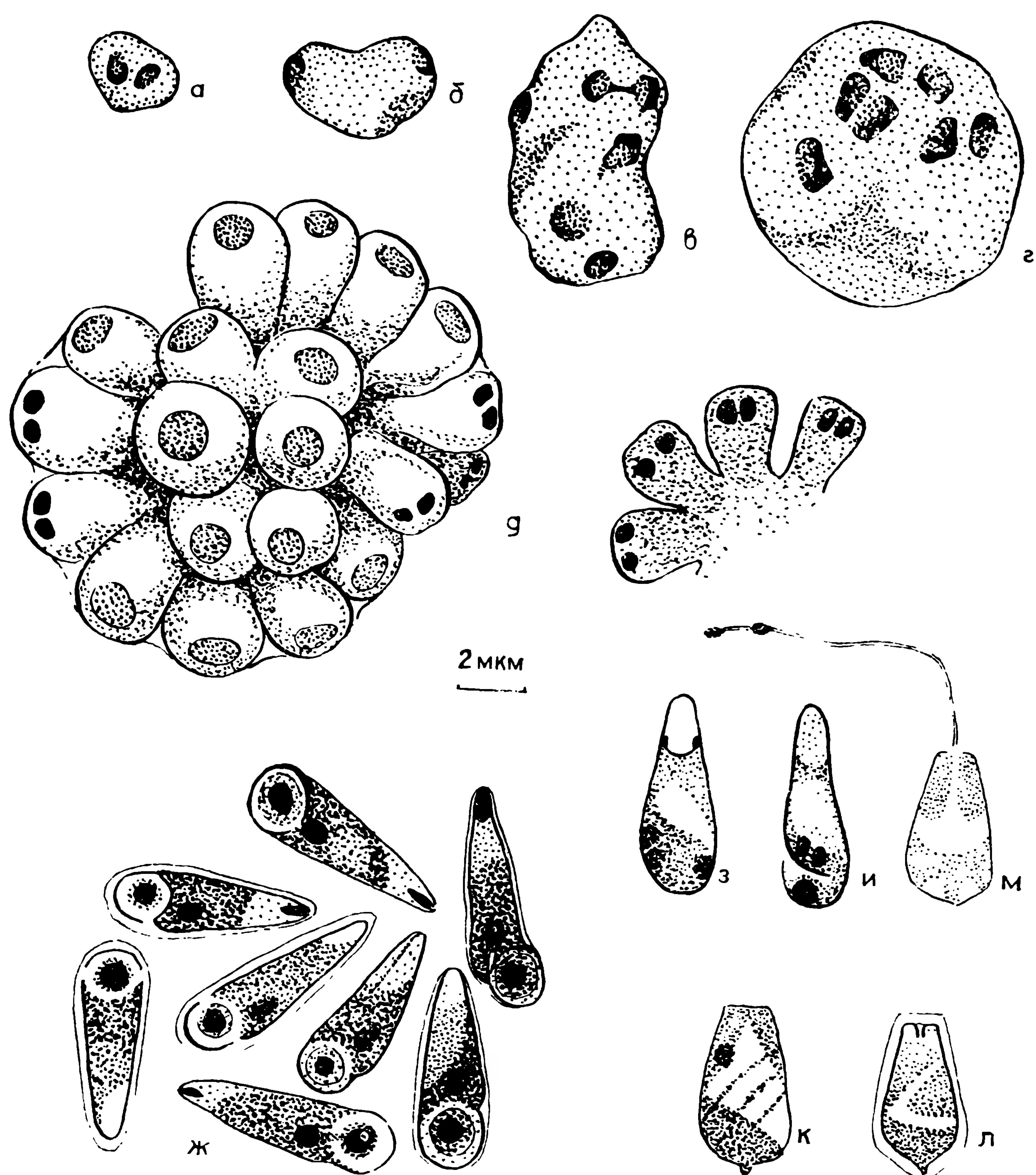


Рис. 3. Стадии развития Diffingeria turgenica comb. n.:

а—г — многоядерные споронты; *д, е* — обособление споробластов и деление их ядер; *ж* — грушевидные споры; *з, и* — редукционное деление ядер; *к—м* — зрелые споры.

У других родов микроспоридий, также имеющих споры двух типов, их образование происходит иначе. У видов рода *Parathelohania* (Hazard, Weiser, 1968), один тип спор образуется в личинках, другой — во взрослых насекомых, как стадия трансовариальной передачи. У вида рода *Varimorpha* (Pilley, 1976) образование двух типов спор может происходить одновременно, но преобладающее развитие спор определенного типа происходит при разных температурных условиях. У одного из видов рода *Stempellia* (Hazard, Fucuda, 1974) также одновременно образуются споры двух типов, близкие по форме при изучении в световом микроскопе, но различающиеся на электронно-микроскопическом уровне толщиной оболочки споры.

Типовой вид — *Diffingeria spinosa* (Golberg, 1971). К этому роду следует отнести такой вид как *Pleistophora turgenica* (Левченко и Исси, 1973). У этой микроспоридии, паразитирующей в личинках мошек, после редукционного деления ядер удлиненно-грушевидных спор также образуются споры другой формы (рис. 3). При изменении родового названия микроспоридия получит название *Diffingeria turgenica* comb. nov.

Родовое название *Diffingeria* (от латинского diffingere — преобразовываться) дано с целью подчеркнуть особенности возникновения спор второго типа.

Diffingeria spinosa (Golberg, 1971). Микроспоридия, при делении спорогонтов которой образуются панспоробласты с 6—16 спорами, реже с 2—4. Имеет споры двух типов: грушевидные споры с тонкостенной оболочкой и каплевидные билатерально-симметричные споры, покрытые толстой оболочкой с шипиками или выступом в виде набалдашника на заднем полюсе.

От *D. turgenica* этот вид отличается меньшим количеством спор в панспоробластах, бо́льшими размерами грушевидных спор и наличием у зрелых спор шипиков на оболочке.

Препараты с синтипами вида из нового рода хранятся в коллекции в отделе микробиометода ВИЗР.

Учитывая определенное сходство в характере спорогонии нового рода со спорогонией рода *Stempellia*, а также отмеченный для некоторых его представителей диморфизм спор, мы считаем необходимым более подробно остановиться на этом вопросе.

По литературным данным из комаров известно 4 вида рода *Stempellia*: *S. magna* (Kudo, 1920), Kudo, 1924 из *C. pipiens*; *S. lunata* Hazard, Savage, 1968 из *C. pilosus*; *S. tuzetae*, Tour et al., 1971 из *Aedes detritus* и *S. milleri*, Hazard, Fucuda, 1974 из *C. pipiens*. Все эти виды имеют споры грушевидной формы без орнамента и шипиков на оболочке. Кроме того, все виды за исключением *S. milleri*, имеют один тип спор. При изучении ультратонкого строения спор этого вида был выявлен их диморфизм, заключавшийся в одновременном образовании тонкостенных одноядерных и толстостенных двуядерных (имеющих сходство с ноземой) спор. По данным авторов, экспериментальное заражение личинок хозяина удавалось только толстостенными двуядерными спорами *S. milleri*.

В нашем случае тоже, вероятно, существует функциональное различие между спорами двух типов. Мы можем, располагая немногими данными, только предположить, что споры с толстой оболочкой, образующиеся, главным образом, у куколок и взрослых насекомых в осенний период, могут быть как-то связаны с диапаузой хозяина и перезимовкой насекомого и простейшего.

Приведенные факты, по нашему мнению, говорят о близком родстве нового рода с родом *Stempellia*. Интересным является и то, что как *D. spinosa, так* и *S. milleri* обнаружены у одного вида комара, но первая микроспоридия выявлена в условиях очень высокой сапробности

водоемов со стоячими водами, сильно загрязненными органическими веществами, то есть в экстремальных условиях обитания своего хозяина.

При наблюдении за личинками, принесенными в лабораторию, А. М. Гольберг были отмечены следующие симптомы заболевания: молочно-белая окраска тела, вздутие пораженных участков, потеря подвижности. Сильно зараженные личинки отставали в развитии и вскоре погибали. При слабом заражении личинка превращалась в куколку, а затем и во взрослого комара. Тело зараженных куколок также имело молочно-белую окраску. Заражение микроспоридиями взрослых комаров обнаруживалось только при просмотре вскрытых насекомых под микроскопом.

Эпизоотология. Интенсивность заражения личинок и куколок была различной: в некоторых можно было найти единичные панспоробласты, в других под кутикулой не было видно тканей хозяина, все было заполнено спорами паразита. Взрослые комары всегда были заражены в значительно меньшей степени.

Первые личинки, содержащие споры микроспоридий, были обнаружены в 1968—1969 годах в середине августа, в 1970 году — в конце июля. Число зараженных личинок и куколок к осени увеличивалось, в сентябре все собранные личинки (37) и куколки (3) были заражены микроспоридиями. Из 53 взрослых комаров, выловленных в растительности у водоема, было заражено только 3.

Экология. Личинки комаров *C. pipiens* L., зараженные микроспоридиями *D. spinosa*, были обнаружены в картах полей фильтрации при отстойниках местной канализации в Н. Мневниках, Булатникове и Загорье. Сточная жидкость, поступающая на такие поля, в высокой степени загрязнена органическими веществами. Личинки комаров выплаживались в прибрежной зоне водоема под защитой береговой растительности.

ЛИТЕРАТУРА

Гольберг А. М. Микроспоридиозы комаров Culex pipiens L. — «Мед. паразитол. и паразит. болезни», 1971, № 2, с. 204—207.

Левченко Н. Г Исси И. В. Микроспоридии кровососущих двукрылых. — В сб. «Регуляторы численности гнуса на юго-востоке Казахстана», Алма-Ата, АН КазССР, 1973, с. 42—64.

Doby J.-M. Saguez F. Weiseria genre nouveau de Microsporidies et Weiseria laurenti n. sp., parasite de Larves de Prosimulium inflatum Davies, 1957 (Dipteres, Paranematoceres). — C. R. Acad. Sci, Paris, 1964, t. 259 № 2, p. 3614—3617.

Hazard E. I., Fucuda T. Stempellia milleri sp. n. (Microsporida:Nosematidae) in the mosquito Culex pipiens quinquefasciatus Say. — J. Protozool., 1974, t. 21, № 4, p. 497—504.

Hazard E. I., Savage K. E. Stempellia lunata sp. n. (Microsporida, Nosematidae) in larvae of the mosquito Culex pilosus collected in Florida. J. Invertebr.-Pathology, 1970, t. 15, № 1, p. 49—54.

Hazard E. I., Weiser J. Spores of Thelohania in adult female Anopheles: development and transovarial transmission and redescription of T. legeri Hesse and T. obesa Kudo.-J. Protozoology, 1968, t. 15, № 4, p. 817—823.

Kudo R. A biologic and taxonomic study of the Microsporidia — Ill Biol. Monogr., 1924, № 9, p. 9—268.

Pilley B. M. A new genus, Varimorpha (Protozoa : Microsporida), for Nosema necatrix Kramer 1965: pathogenicity and life cycle in Spodoptera exempta (Lepidoptera Noctuidae) .-J. Invertebr. Pathology, 1976, t. 28, № 2, p. 177—183.

Tour S., Rioux J.-M. et Croset H. Systematique et ecologie des Microsporidies (Microsporidia-Nosematidae) parasites de larves de Culicides (Diptera-Culicdae). — Ann. Parasitol. Hum. Comp., 1971, t. 46, № 3, p. 205—223.

Weiser J. Die Mikrosporidien als Parasiten der Insekten.-Monograph zur angew. Etnomologie, 1961, № 17, p. 1—149.

ПАРАЗИТИЧЕСКИЕ PROTOZOA КРОВИ ДИКИХ ПОЗВОНОЧНЫХ ТАДЖИКИСТАНА

М. В. Крылов, Н. П. Крылова

Изучение фауны и распространения паразитических простейших крови важно не только для целей систематики и правильного понимания роли диких позвоночных в эпидемиологии и эпизоотологии, но также для использования диких позвоночных в качестве экспериментальных моделей при решении ряда важных проблем протозоологии.

Успехи в борьбе с малярией достигнуты благодаря исследованиям, проведенным на канарейках, курах, грызунах. На этих животных подробно были изучены жизненные циклы паразитов, паразито-хозяинные отношения и испытаны десятки тысяч химиотерапевтических препаратов. Расшифровка жизненного цикла малярийных паразитов человека в комаре и способ переноса возбудителя были значительно облегчены исследованиями Росса (Ross, 1895, 1898), изучившего полный цикл развития *Plasmodium praecox* в теле комара *Culex fatigans*.

Заманчивые теоретические перспективы и, главным образом, реальная возможность практического использования теоретических разработок побудили нас полнее изучить фауну простейших крови диких позвоночных Таджикистана, обещавшую быть многообразной и интересной в стране с чрезвычайно разнообразным климатом и рельефом, где жаркие пустыни сменяются высокогорными холодными плато Памира.

Материал и методика

Сбор материала по простейшим крови диких позвоночных Таджикистана был начат в 1958 году. Большая часть материала собрана авторами в различных экспедициях, организованных на базе Института зоологии и паразитологии АН Таджикской ССР и Таджикской противочумной станции, часть материала поступила от зоологов ИЗИП АН Таджикской ССР в порядке комплексных исследований.

Сбор материала производился во все сезоны года, но большее количество животных обследовано в весеннее и летнее время, в периоды наиболее широкого распространения кровососущих членистоногих — основных переносчиков кровепаразитов позвоночных животных.

В географическом отношении исследованиями охвачена вся территория Таджикистана. Произведены сборы от животных с Западного и Восточного Памира, из Центрального, Северного и Южного Таджикистана. Диапазон обследования диких позвоночных животных по вертикальной зональности распространялся от 750 до 5000 метров над уровнем моря.

Всего обследовано 2963 экземпляра диких животных из трех классов: Mammalia, Aves, Reptilia. Млекопитающих обследовано 1770 экземпляров, относящихся к 28 видам, птиц 751 экземпляр, относящийся к 103 видам, и рептилий 442 экземпляра, относящихся к 26 видам.

Результаты исследований

Надкласс **Mastigophora** (Жгутиконосцы)
Класс **Zoomastigophorea**
Отряд **Kinetoplastida**
Семейство **Trypanosomidae**
Trypanosoma berestnevi Schingareva, 1911

У одного большого тушканчика (*Allactaga jaculus*) из 29 отловленных в апреле на юго-западе Таджикистана обнаружены трипаносомы. Размеры тела 16.8—24.4 × 1.5—1.8 мкм. Длина свободной части жгутика колеблется от 4.8 до 5.6 мкм, ундулирующая мембрана четко выраженная, неширокая. Кинетопласт лежит ближе к заднему концу тела или на самом его конце, ядро расположено ближе к передней части тела.

Trypanosoma sp.

Трипосомы обнаружены у одной из 69 отловленных в марте на юго-западе Таджикистана краснохвостых песчанок (*Meriones erythrourus*). Очень слабая интенсивность заражения не позволила провести биометрические исследования. Жгутик имеет свободную часть, четко видна ундулирующая мембрана, кинетопласт расположен ближе к заднему концу тела, ядро находится ближе к переднему концу тела трипаносомы.

Гоар (Hoare, 1960) на основании филогенетической близости предложил объединить всех трипаносом грызунов и некоторых других млекопитающих в группу «Lewisi». Трипаносомы этой группы очень сходны между собой морфологически. Поэтому описание новых видов трипаносом из группы «Lewisi» основывается, главным образом, на специфичности.

Учитывая строгую специфичность трипаносом группы «Lewisi», можно думать, что найденный нами паразит относится к новому виду, однако недостаточность материала делает невозможным окончательное решение этого вопроса.

Отряд **Diplomonadida**
Семейство **Hexamitidae**
Hexamitus muris Grassi, 881

Обнаружен у одной краснохвостой песчанки из 69 отловленных в марте на юго-западе Таджикистана. Паразит имеет 2 ядра и 8 жгутиков, из которых три пары направлены вперед и одна назад. Форма тела продолговатая, овальная, иногда напоминающая грушу. Размеры тела 8.2—17.2 × 2.2—6.2 мкм. По всей длине тела идут два параллельных тяжа, оканчивающихся на заднем конце тела жгутиками. При инцистировании паразит теряет жгутики. Форма цист варьирует от круглой до продолговато-овальной. Размеры цист 9.6—16.8 × × 8.4—12.0 мкм.

Представители рода *Hexamitus* найдены у млекопитающих, птиц, рептилий, земноводных, рыб и насекомых. Обычно эти паразиты локализуются в кишечнике или мочевом пузыре, но есть находки из грудной полости и даже из крови (Danilewsky, 1889; Andrews et Reynolds, 1941). Н. И. Дылько (1963) нашел *H. muris* у рыжей полевки в печени и селезенке. Мы при обследовании отпечатков печени, селезенки, почек, сердца, легких, спинного мозга и мазков периферической крови обнаружили паразита только в почках.

Тип **Sporozoa**
Класс **Coccidiomorpha**
Отряд **Adeleida**
Сем. **Haemogregarinidae**
Haemogregarina pawlowskyi Zmeev, 1935

У двух гекконов (*Gymnodactylus fedschenkoi*) из 75 отловленных в сентябре на юге Таджикистана обнаружены гемогрегарины. Форма гаметоцитов гемогрегарин бобовидная и колбасовидная, размеры 13.2—16.8 × 3.6—6.8 мкм. Ядро обычно занимает всю ширину тела паразита; очень редко обнаруживались экземпляры с начавшейся сегментацией ядра. Часто можно было видеть не воспринимающую окраску капсулу, в которую заключено тело паразита. Гемогрегарины смещают ядро эритроцита.

H. thomsoni Minchin, 1908

У двух из 41 обследованных степных агам (*Agama sanguinolenta*) и двух из 27 обследованных горных агам (*A. lehmanni*) обнаружены гемогрегарины. Ящерицы обоих видов отловлены в мае—июне на юге и юго-востоке Таджикистана. Размеры паразитов 13.8—16.2 × 4.2—7.4 мкм. Тело гемогрегарин заключено в капсулу, ядро эритроцита в зараженных гемогрегаринами клетках смещено к периферии.

H. varani Laveran, 1905

В Таджикистане эту гемогрегарину впервые нашел Г Я. Змеев (1936). Нами *H. varani* была обнаружена у 4-х из 15 обследованных в апреле—мае на юге Таджикистана серых варанов (*Varanus griseus*). Формы гемогрегарин с делящимися ядрами встречались очень редко. Размеры гаметоцитов 13.2—17.0 × 3.4—7.2 мкм. Тело гаметоцита заключено в капсулу. Ядро эритроцита в пораженных гемогрегаринами клетках смещено. Представляется интересным провести сравнение гемогрегарин, найденных у серого варана в Таджикистане, и гемогрегарин, обнаруженных нами в крови и отпечатках печени от трех комодских варанов (*V komodoensis*) — «живых ископаемых», обитающих в настоящее время лишь на некоторых индонезийских островах (Крылов, Саид-Алиев, 1964).

Материал от комодских варанов был добыт и предоставлен нам для определения одним из участников совместной советско-индонезийской экспедиции, научным сотрудником Института зоологии и паразитологии АН Таджикской ССР С. А. Саид-Алиевым.

У всех трех варанов в эритроцитах и очень редко вне их, в плазме крови, были обнаружены кровепаразиты.

Паразиты были немногочисленны: у одного варана их насчитывалось 4, у другого 10 и у третьего, молодого, 8 паразитов в 100 полях зрения микроскопа. Форма паразита червеобразная, размеры встретившихся нам паразитов 14.4—18.0 × 4.8—6.6 мкм. Очень часто, особенно хорошо у крупных паразитов, виден тонкий конец, завернутый внутрь, отчетливо различается капсула, которая выделяется по периферии в виде светлой неокрашенной узкой зоны. Ядро чаще помещается ближе к утолщенному концу тела паразита и очень редко в средней части его. Ядро круглое, овальное, эллипсовидное или в виде короткой ленты, иногда хроматин расходится к бокам тела паразита, и между двумя хроматиновыми массами остается тонкая перетяжка. Красится ядро хорошо и в большинстве случаев четко очерчено. Цитоплазма ячеистая,

светло-голубого цвета, иногда окрашивается неравномерно. Паразит смещает ядро эритроцита.

Найденные формы паразита по размерам, по наличию капсулы и по способности смещать ядро эритроцита очень похожи на гаметоциты *H. varani*, описанные Лавераном (Laveran, 1905) из *V niloticus*, и на гаметы гемогрегарин из *V. griseus*, впервые найденные в этом варане Г Я. Змеевым (1936) в Таджикистане, а затем нами. Гаметоциты гемогрегарин из *V komodoensis* отличаются от гаметоцитов из *V griseus* лишь тем, что у них тонкий конец часто завернут внутрь, в то время как у *H. varani* такие формы гаметоцитов встречаются чрезвычайно редко.

На основании морфологии, конечно, невозможно судить о специфичности паразитов, обнаруженных у серого и комодского варанов. Но следует отметить, что у гемогрегарин из обоих варанов морфологических различий очень мало и вполне вероятно, что эти паразиты очень близки ситематически. В этой связи интересно, что и у хозяев дивергенция не пошла дальше вида, все известные в настоящее время вараны относятся к одному роду.

Возможными переносчиками гемогрегарин комодского варана могут быть клещи *Aponoma komodoense* и *Ambliomma helvolum*, найденные на зараженных гемогрегаринами варанах *

H. ophisauri Tartakowskyi, 1913

Гемогрегарины найдены у двух из 25 добытых в апреле на юге Таджикистана желтопузиков (*Ophisaurus apodus*). Форма гаметоцитов гемогрегарин бобовидная, размеры 14.5—18.0 × 4.2—6.7 мкм.

H. eremiae Zmeev, 1936

У одной из 17 быстрых ящурок (*Eremias velox*), отловленных в сентябре на юге Таджикистана, обнаружены гемогрегарины. Интенсивность заражения очень слабая. У ящериц из рода *Eremias* (*E. grammica* и *E. lineolata*) Г Я. Змеев (1936) описал *H. eremiae*. Обнаруженную нами гемогрегарину из быстрой ящурки мы относим к этому же виду — *H. eremiae*.

H. cantlei Sambon, 1907

В июне на севере Таджикистана отловлено 9 экземпляров восточных удавчиков (*Eryx tataricus*). У двух из них в мазках крови найдены гемогрегарины. Размеры гаметоцитов 12.4—16.0 × 3.8—5.6 мкм. Паразит смещает ядро пораженного эритроцита.

H. colubri Börner, 1901

Паразиты обнаружены в апреле—мае на юге Таджикистана у двух из 15 поперечно-полосатых (*Coluber carelini*) и одного из 13 пятнистых полозов (*C. tyria*). Размеры гаметоцитов 12.4—16.8 × 3.8—6.2 мкм. Гемогрегарины имеют капсулу, смещают ядро зараженного эритроцита.

H. najae Laveran, 1902

Гемогрегарины обнаружены у трех из 11 обследованных в апреле—мае и ноябре на юге Таджикистана среднеазиатских кобр (*Naja oxiana*). Размеры гаметоцитов 9.6—15.6 × 3.8—5.8 мкм. Гемогрегарины имеют капсулу и смещают ядро зараженного эритроцита.

* Определение клещей проведено профессором О. А. Старковым.

H. samboni Giordano, 1907

Гемогрегарины найдены у 4-х из 17 добытых в апреле—июне на юге Таджикистана гюрз (*Vipera libetina*). Размеры гаметоцитов 13.3—17.6 × 4.2—6.4 мкм. Гаметоциты имеют капсулу, очень редко на препаратах можно было видеть, как паразит, находящийся в плазме крови, покидает капсулу. Гемогрегарины смещают ядро эритроцита, иногда в одном эритроците встречается по два паразита, в этих случаях ядро эритроцита остается в центре, как бы охваченное гаметоцитами гемогрегарин.

Hepatozoon gerbilli Christophers, 1905

Обнаружен у одной краснохвостой песчанки (*Meriones erythrourus*), отловленной в мае на юге Таджикистана. Паразиты найдены в плазме крови и в эритроцитах, форма тела продолговатая, слегка изогнутая с закругленными концами. Размеры тела 5.7—9.0 × 1.9—3.8 мкм, ядра 1.8—2.4 × 1.8—3.6 мкм. Ядро очень часто заполняет все тело паразита в ширину и располагается в середине или реже смещено к одному из концов тела паразита. Эритроциты, пораженные паразитами, имеют форму неправильного эллипса, иногда частично разрушены. Зараженные эритроциты окрашиваются по Романовскому значительно слабее не зараженных. Христоферс (Christophers, 1905) считает переносчиком *H. gerbilli* вошь *Haematopinus stephens.*

Отряд **Coccidiida**
Семейство **Eimeriidae**

Toxoplasma gondii Nicolle et Manceaux, 1909

У одной краснохвостой песчанки, отловленной в мае на юге Таджикистана в плазме крови обнаружены токсоплазмы. Форма тела паразитов напоминает дольку апельсина, размеры 5.7—6.4 × 2.1—3.0 мкм. В 100 полях зрения микроскопа МБИ-3, ок. ×7, об. ×90 найдено 12 экземпляров паразитов, по-видимому, относящихся к вегетативным стадиям развития токсоплазм.

Sarcocystis gusevi Krylov, Sapozhnikov, 1965

У архара (*Ovis ammon poli*). добытого в мае на Памире, высота над уровнем моря 4500 метров, обнаружены саркоспоридии. Паразиты встречались в сердечной мышце, форма тела полулунная, бобовидная и неправильного эллипса, вогнутого с одной или с обеих сторон. Ядро овальной, эллипсовидной или неправильной формы, располагается чаще всего ближе к закругленному концу трофозоита. Размеры трофозоитов 10.8—14.4 × 4.8—8.4 мкм, размеры ядра 3.6 × 7.2 мкм, иногда ядро занимает почти всю ширину трофозоита. Трофозоиты саркоспоридий архара имеют существенные различия в размерах с трофозоитами S. tenella из домашних овец. Они значительно шире последних.

S. gracilis Ratz, 1908

Трофозоиты саркоспоридий обнаружены в сердечной мышце тугайного оленя (*Cervus elaphus bactrianus*), добытого в заповеднике «Тигровая балка». В 100 полях зрения микроскопа обнаружено 96 трофозоитов. Размеры паразитов 10.8—15.6 × 4.8—8.4 мкм. Форма трофозои-

тов разнообразная — неправильно-овальная, бобовидная, напоминающая дольку апельсина, вытянутого эллипса, часто изогнутого. Ядро чаще расположено ближе к закругленному концу тела паразита. Иногда оно занимает почти всю ширину трофозоита. По форме и размерам трофозоиты саркоспоридий тугайного оленя очень напоминают таковые, найденные нами в сердечной мышце крупного рогатого скота в Таджикистане. Однако они несколько короче и шире спор *S. hirsuta*, паразитирующих у крупного рогатого скота. Размеры трофозоитов *S. hirsuta*: 14.67—17.00 $\times$ 4.07—6.20 мкм. (по Якимову, 1931).

Отряд **Haemosporidia**
Семейство **Haemoproteidae**

Haemoproteus danilewskyi Kruse, 1890

Паразиты этого вида описаны у очень большого круга хозяев различного систематического положения. Это произошло главным образом по той причине, что многие исследователи, часто без достаточных оснований считая гемопротеусов неспецифическими паразитами, относили их к одному виду — *H. danilewskyi*, который был описан в роде *Haemoproteus* первым. В настоящее время имеется еще мало данных, на основании которых можно было бы провести ревизию рода *Haemoproteus*. С большой степенью достоверности можно думать, что вид *H. danilewskyi*, как, возможно, и некоторые другие виды этого рода, сборный, однако пока, до проведения экспериментальных работ, с целью избежания еще большей путаницы в этом вопросе целесообразно придерживаться той номенклатуры, которая существует в настоящее время.

У птиц семейства соколиных (Falconidae) гемопротеусов у сокола (*Falco aesalon*) впервые видел Кардаматис (Cardamatis, 1909) и отнес их к виду *H. danilewskyi*. Затем в 1918 г. Василевский и Вюльмер (Wasilewsky, Wülmer) нашли гемопротеуса у пустельги обыкновенной (*F. tinnuculus*) и отнесли его к подвиду *H. danilewskyi var. tinnunculus*.

Мы обнаружили *H. danilewskyi* у одного из двух добытых в апреле на юге Таджикистана экземпляров степной пустельги (*F. naumanni*). В 100 полях зрения микроскопа МБИ-3 ок. $\times$7, об. $\times$90 обнаружено 24 паразита.

Из семейства трясогузковых (Motacillidae) *H. danilewskyi* найден нами у одного из 6 лесных коньков (*Anthus trivialis*). Впервые у этого хозяина *H. danilewskyi* был описан Галли-Валерио (Galli-Valerio, 1902).

У представителей семейства славковых (Sylviidae) *H. danilewskyi* впервые обнаружил Галли-Валерио (1902), а затем Кардаматис (1909). В Таджикистане найден нами у трех из 7 добытых в июле на высоте 2800 м над уровнем моря славок-завирушек (*Sylvia curruca*). Одна птица была очень сильно поражена гемопротеусами: в 100 полях зрения микроскопа у нее встречалось 814 паразитов.

У птиц надсемейства дроздовых (Turdidae) гемопротеусов впервые видел В. Я. Данилевский (1889), но к виду *H. danilewskyi* отнес их Кардаматис (1909), обнаружив этих паразитов у *Turdus merula*. Нами *H. danilewskyi* найден у одного из 4 добытых темнозобых дроздов (*T. ruficollis*) и у одной синей птицы (*Myophonus coeruleus*). Интенсивность заражения соответственно была 7 и 623 паразита в 100 полях зрения микроскопа.

Кроме того, *H. danilewskyi* обнаружен нами у птиц, принадлежащих к другие родам семейства Turdidae. У черной каменки (*Oenanthe picata*), у одного ерного чекана (*Saxicola caprata*), у 4 из 12 добытых

горихвосток-чернушек (*Phoenicurus ochruros*) и у двух из 14 обследованных седоголовых горихвосток (*Ph. coeruleocephalus*). Интенсивность заражения этих птиц колебалась от 5 до 258 паразитов в 100 полях зрения микроскопа.

H. noctuae Celli et San Felice, 1891

Из семейства настоящих сов (Strigidae) обследовано в апреле—июле 25 экземпляров птиц, относящихся к трем различным родам и видам. Гемопротеусы найдены у двух из 17 обследованных домовых сычей (*Athena noctua*), у 3 пустынных совок (*Otus brucei*) и у одной из 5 ушастых сов (*Asio otus*). Все птицы добыты на юге Таджикистана. Наиболее интенсивно из обследованных птиц *H. noctuae* были заражены домовые сычи: у одной птицы найдено 720, у другой 560 паразитов в 100 полях зрения микроскопа. У пустынных совок и ушастой совы были найдены единичные паразиты.

У птиц из семейства Strigidae описаны еще 3 вида гемопротеусов: *H. aluco* Celli et San Felice, 1891 у совы *Syrnium aluco*, *H. bubonis* Celli et San Felice, 1891 у совы *Strix frammea* и *H. syrnii* Mayer, 1911 у совы *Syrnium aluco*. Описания *H. aluco* и *H. bubonis* очень скудны и, по мнению Коатней и Родабуша (Coatney et Roudabush, 1937), несомненно спутаны с хорошо описанным *H. noctuae*. Вид *H. syrnii* ничем не отличается от *H. aluco*; оба паразита описаны у одного и того же хозяина — *Syrnium aluco*.

Таким образом, гемопротеусов у птиц из семейства Strigidae пока целесообразнее относить к одному виду — *H. noctuae*.

H. coraciatis Tartakowsky, 1913

Из семейства сизоворонковых (Coracidae) обследован только один вид — сизоворонка (*Coracias garrulus*). Всего добыто на юге Таджикистана в апреле 10 сизоворонок, у 5 найден *H. coraciatis*. Интенсивность заражения варьировала от 1 до 146 паразитов в 100 полях зрения микроскопа.

Впервые гемопротеуса у сизоворонки видел Кардаматис (1909) и отнес его к виду *H. danilewskyi*. М. Г Тартаковский (1913) нашел этого паразита у сизоворонки в Закавказье и выделил в новый вид — *H. coraciatis*.

H. columbae Kruse 1890

Из семейства голубиных (Columbidae) обследовано 70 экземпляров птиц, относящихся к 6 видам. Гемопротеусы найдены у 12 из 38 сизых голубей (*Columba livia*) и у одной из 14 горлиц обыкновенных (*Streptopelia turtur*), добытых в апреле—августе на высоте от 750 до 2100 м над уровнем моря. Интенсивность заражения колебалась от 1 до 230 паразитов в 100 полях зрения микроскопа. Наиболее сильно был заражен сизый голубь, добытый на высоте 2100 м над уровнем моря. Гемопротеусы обнаружены у сизых голубей, отстрелянных на юге Таджикистана и на Западном Памире, что говорит о широком распространении H. columbae у голубей в Таджикистане. М. Г Тартаковский (1913) в Закавказье из туркестанского голубя выделил подвид *H. columbae livia*. У голубей, относящихся к другим родам, были описаны еще 3 вида гемопротеусов: *H. maccallumi* Novy et Mac Neal, 1905, *H. sacharovi* Novy et Mac Neal, 1905 у утренних голубей (*Zenaidura macroura carolinensis*) и *H. melopelia* Laveran et Pettit, 1909 у *Melopelia leucoptera*.

H. porzana Galli-Valerio, 1907

Семейство пастушковых (Raliidae) в наших сборах представлено 3 видами птиц, относящихся к 3 различным родам. Всего из семейства пастушковых обследовано 73 экземпляра птиц. Паразиты найдены у одного из двух обследованных погонышей (*Porzana porzana*). У 64 экземпляров лысух (*Fulica atra*) и 7 экземпляров водяных курочек (*Gallinula chtoropus*) паразитов не обнаружено. Столь слабое заражение птиц из семейства пастушковых кровепаразитами можно объяснить временем обследования — зима и ранняя весна, период неактивного состояния кровососущих членистоногих — переносчиков кровепаразитов.

H. chucari Tartakowsky, 1913

Из семейства фазановых (Phasianidae) обследовано 115 экземпляров птиц, принадлежащих к 3 видам. *H. chucari* найден только у трех из 48 каменных куропаток (*Alectoris graeca*). у остальных двух видов — 3 экземпляра гималайского улара (*Tetraogallus himalayensis*) и 64 экземпляра фазанов (*Phasianus colchicus*) — гемопротеусы не обнаружены. Зараженные куропатки были отстреляны летом (июль), остальные птицы добыты зимой и ранней весной (январь—апрель). Интенсивность заражения каменных куропаток *H. chucari* варьировала от 1 до 212 паразитов в 100 полях зрения микроскопа.

Впервые H. chucari М. Г. Тартаковский (1913) описал у горной курочки в Закавказье. В 1929 г. Хамертон (Hamerton) видел гемопротеусов у *Alectoris graeca* и *A. chucar*.

H. nettionis Cleland et Jonston, 1909

Из семейства уток (Anatidae) добыто в январе—апреле на юге Таджикистана 64 экземпляра птиц, относящихся к 9 видам, 5 родам. *H. nettionis* найден только у одного чирка-свистунка (*Anas crecca*) из 26 отстрелянных. Интенсивность заражения — 4 паразита в 100 полях зрения микроскопа. Можно думать, что столь низкая зараженность уток гемопротеусами обусловлена временем обследования — зима и ранняя весна.

Впервые *H. nettionis* описан у чирка (*Nettion castaneum*). Шветц (Schwetz, 1931) видел гемопротеусов у *Anas sp.* в Стенливиле, Герман (Herman, 1938) — *A. rubripes tristis.*

H. picae Coatney et Roudabusch, 1937

Из семейства вороновый (Corvidae) добыто 10 экземпляров птиц. относящихся к двум видам. *H. picae* найден у 2 сорок, добытых в апреле на Западном Памире, и у трех сорок, добытых на юге Таджикистана (*Pica pica*). Две альпийские галки (*Pyrrhocorax graculus*) паразитов не имели. Количество паразитов у зараженных сорок колебалось от 1 до 18 в 100 полях зрения микроскопа. Кардаматис (1909) нашел гемопротеусов у сороки и отнес их к виду *H. danilewskyi*. Коатней и Родабуш (1927) нашли у *P pica hudsonia* гемопротеусов, которых они считают отличными от видов, ранее описанных, в том числе от *H. danilewskyi*. Обнаруженному паразиту они дали название *H. picae*. Взрослые макрогаметоциты этого вида в среднем имеют 12.82—16.02 мкм длины и 1.60—3.35 мкм ширины. Размеры аналогичных форма паразитов, обнаруженных нами у P pica (12.50—16.80 мкм длины и 1.5—3.68 мкм ширины), очень близки к тем, которые приводят Коатней и Родабуш для *H. picae*.

H. fringillae Labbe, 1894

H. fringillae описан у зяблика (*Fringilla coelebs*). У птиц из семейства Fringillidae (щегол — *Carduelis elegans*) гемопротеусов видели Галли-Валерио (1902) и Кардаматис (1909) и отнесли обнаруженных паразитов к виду *H. danilewskyi*. Фаллис и Беннет (Fallis, Bennet, 1961), изучавшие развитие *H. fringillae* и *H. danilewskyi* у беспозвоночных хозяев, считают их различными видами. Поэтому целесообразно гемопротеусов, обнаруженных у птиц семейства Fringillidae, относить к *H. fringillae*, а не к *H. danilewskyi*, описанному у серой вороны.

H. fringillae обнаружен нами у 4 из 7 видов птиц семейства вьюрковых. Паразиты найдены у 2 щеглов (*C. carduelis*), у 4 из 5 обследованных больших чечевиц (*Erythrina rubicilla*), у одной из 3 розовых чечевиц (*E. rhodochlamis*) и у одного красного вьюрка (*Pyrrhospiza punicca*). Интенсивность заражения варьировала от 3 до 68 паразитов в 100 полях зрения микроскопа.

Гемопротеусов у щегла (*C. caniceps*) в Таджикистане видел Г. Я. Змеев (1936), а у щегла (*C. caniceps*) в Московской области — Д. Н. Засухин, Н. А. Демина. П. Б. Левитанская и С. Г Васина (1949).

H. passeris Kruse, 1890

H. passeris описан у испанского воробья (*Passer hispaniolensis*). Кроме того, у воробья, который не был определен до вида, описан еще один вид паразита — *H. rouxi* Novy et Mac Neal, 1905.

Нами из семейства ткачиковых (Ploceidae) в апреле—июле был обследован 41 экземпляр птиц, относящихся к 3 видам. H. passeris найден у 3 из 4 домовых воробьев (*P. domesticus*) и у 15 из 27 обследованных полевых воробьев (*P. montanus*). Интенсивность заражения варьировала от 4 до 120 паразитов в 100 полях зрения микроскопа.

H. alaudae Celli et San Felice, 1891

У птиц из семейства жаворонковых (Alaudidae) гемопротеус впервые был описан Целли и Сан Феличе (Celli et San Felice, 1891) у полевого жаворонка (*Alauda arvensis*) и назван *H. alaudae*. Позже, в 1909 году Кардаматис у хохлатого жаворонка (*Galerida cristata*) нашел гемопротеусов и, не зная работы Целли и Сан Феличе, отнес их к виду *H. danilewskyi*.

Нами *H. alaudae* найден у одного хохлатого жаворонка. добытого в апреле на юге Таджикистана. В 100 полях зрения микроскопа обнаружено 2 паразита.

Семейство **Leucocytozoidae**

Leucocytozoon macleani Sambon, 1908

Из 64 обследованных фазанов (*Ph. colchicus*), добытых на юге Таджикистана в январе—апреле, лейкоцитозоон был найден лишь у одного. Интенсивность заражения слабая — 3 паразита в 100 полях зрения микроскопа. Клетки хозяина, в которых обнаружены паразиты, варьируют от 12.0 до 16.4 мкм в длину и от 3.2 до 6.0 мкм в ширину. Впервые этот паразит у фазана был описан Самбоном (Sambon, 1908).

L. chessini Krylov et Trjapicina, 1965

Паразит описан из гималайского улара (*Tetraogallus himalayensis*), добытого в феврале в Центральном Таджикистане на высоте 3000 м над уровнем моря. Паразиты овальной или эллипсовидной формы. Размеры гаметоцитов 12.0—18.0 × 3.6—6.0 мкм. Ядро клетки хозяина смещается паразитом к периферии. В 100 полях зрения микроскопа обнаружено до 3 зараженных эритроцитов.

Отряд **Piroplasmida**
Семейство **Theileriidae**
Theileria lotozkyi Krylov, 1962

У 8 из 17 обследованных в течение января—декабря в заповеднике «Тигровая балка» тугайных оленей (*Cervus elaphus bactrianus*) обнаружены тейлерии.

Форма эритроцитарных стадий развития овальная, палочковидная, чаще запятовидная, размеры варьируют от 0.7 до 3.0 мкм, в среднем 1.7 мкм. Хроматин собран в одиночную глыбку, располагающуюся на одном из краев тела паразита.

Первые находки тейлерий в крови сделаны у оленят в возрасте 2 месяцев в июле. Заболевание тейлериозом у тугайных оленей протекает в довольно легкой форме. Количество пораженных эритроцитов у зараженных животных не превышает долей процента. Во всех случаях паразиты обнаружены по одному экземпляру в эритроците.

В опытах по перекрестному заражению *T lotozkyi* крупного рогатого скота и *T annulata* тугайных оленей была показана строгая специфичность паразитов к этим хозяевам (Крылов, 1962). Таким образом, тугайный олень, видимо, не может быть резервентом *T annnulata.*

T. leporis Vaccari, Pieresca, Quaglio, 1958

У трех из 40 добытых в марте—апреле на юго-западе Таджикистана зайцев (*Lepus tolai*) обнаружены тейлерии. Форма паразитов палочковидная, запятовидная, размеры 1.5—2.5 × 0.8—1.0 мкм. Хроматин собран в одиночную глыбку, располагающуюся на одном из концов тела паразитов. Интенсивность заражения слабая.

Семейство **Nicolliidae**
Nicollia ninense (Jakimov, 1909)

Николлии найдены у одного из 17 обследованных ежей (*Hemiechinus auritus*). Интенсивность заражения слабая, форма паразитов округлая, грушевидная. В одном эритроците встречалось от 1 до 4 паразитов. При размножении паразиты образуют характерные для николлий крестообразные формы. Размеры николлий 0.6—2.5 × 0.6—1.2 мкм.

N. tadzhikistanica (Krylov et Zanina, 1963)

Николлии обнаружены у 113 из 1101 обследованных в различное время года на юге Таджикистана краснохвостых песчанок (*Meriones erythrourus*). Паразиты локализуются в эритроцитах и очень редко их можно обнаружить внеклеточно в плазме крови. Морфологически николлии характеризуются сильно выраженным полиморфизмом, проявляющимся в большом разнообразии форм и размеров. Ясно преобладают паразиты овальной (46,4%) и амебоидной формы (39,3%). реже

встречаются грушевидные (14,3%). Грушевидные формы не располагаются парами и занимают преимущественно периферическое положение в эритроцитах; паразиты овальной и амебоидной формы располагаются в равной мере как по периферии, так и в центре эритроцитов. Размеры паразитов варьируют в широких пределах: 0.7—5.6 × × 0.7—3.75 мкм. Паразит иногда занимает весь диаметр эритроцита. Размножаясь, паразиты часто формируют группы из четырех особей, соединенных тонкими цитоплазматическими мостиками. При сильной паразитемии в одном эритроците локализуется до 8—12 николлий.

Переносчик *N. tadzhikistanica* клещ *Hyalomma anatolicum*, передача инвазии осуществляется трансфазно от личинки к нимфе, трансовариальная передача у клещей отсутствует. При заражении кровью, полученной от переболевающих грызунов, инкубационный период 16—28 дней, при заражении позвоночных хозяев через клещей инкубационный период 14—22 дня.

При однократной инвазии николлии сохраняются в организме зараженных грызунов до двух лет (срок наблюдений).

N. tadzhikistanica узко специфичный паразит. В экспериментах не удалось заразить этим паразитом белых мышей, белых крыс, морских свинок и кроликов, несмотря на то, что резистентность их была ослаблена либо спленэктомией, либо ионизирующей радиацией.

Широкий ареал краснохвостой песчанки, высокая численность. прекрасная приживаемость и способность хорошо размножаться в неволе являются весьма благоприятными факторами для включения этого грызуна в число лабораторных животных с целью разработки ряда вопросов проблемы пироплазмидозов. Подробнее об этом можно прочесть у М. В. Крылова (1963, 1965).

Есть основания надеяться, что роль краснохвостой песчанки как лабораторного животного не ограничивается изучением на ней лишь вопросов, связанных с проблемой пироплазмидозов. Ее, по-видимому. можно будет использовать как лабораторную модель для изучения токсоплазмоза и ряда других инвазий и инфекций человека и домашних животных. Это тем более вероятно, что Нойман (Neumann, 1962) в экспериментальных условиях заразил песчанку *Meriones tristrami shawi* паразитом *Besnoitia besnoitia*, Е. А. Шевкунова и И. В. Глушко (1963) установили очень высокую чувствительность песчанок к токсоплазмозу. В США монгольская песчанка рекомендована в качестве модельного животного для работы с инфекционными болезнями (Schwentker, 1963). Установлено, что монгольская песчанка восприимчива ко многим возбудителям болезней человека и домашних животных.

ДОПОЛНЕНИЕ

PROTOZOA С НЕЯСНЫМ СИСТЕМАТИЧЕСКИМ ПОЛОЖЕНИЕМ И КРОВЕПАРАЗИТЫ ПРОКАРИОТЫ

Protozoa с неясным систематическим положением
Achromaticus vesperginis Dionisi, 1899

Наличие у представителей рода *Achromaticus*, и в том числе у типового вида, форм, поразительно похожих на паразитов из родов *Babesia*, *Nicollia* (= *Nuttallia*) и даже на эритроцитарные стадии *Theileria*, заставляет осторожно отнестись к решению вопроса о положении этих паразитов в системе. Очень вероятно, что род *Achromaticus* сборный.

Паразиты найдены у двух из 21 обследованного в апреле на юге Таджикистана нетопырей-карликов (*Pipistrellus pipistrellus*). Форма паразитов неправильно овальная, грушевидная, палочковидная и аме-

бовидная, размеры 2.4—4.8 × 0.6—2.4 мкм. Хроматин располагается в виде 2—4 телец, иногда соединенных тонкой нитью, реже встречается хроматин в форме ленты. Хроматиновые массы чаще всего располагаются по периферии тела паразита.

Кровепаразиты прокариоты
Grahamella merionis Adler, 1930

Грахамеллы были обнаружены у 187 из 1101 обследованной в марте—декабре на юге и юго-западе Таджикистана краснохвостой песчанки (*M. erythrourus*) и у 3-х из 40 полуденных песчанок (*M. meridianus*). Интенсивность заражения достигала 826 паразитов и 100 полях зрения микроскопа. В одном эритроците встречалось от 1 до 36 паразитов.

G. balfourii Brumpt, 1911

Грахамеллы были найдены у 8 из 29 отловленных в апреле на юго-западе Таджикистана больших тушканчиков (*A. jaculus*). Интенсивность заражения колебалась от 1 до 12 пораженных эритроцитов в 100 полях зрения микроскопа. В эритроците встречалось от 1 до 15 паразитов.

G. arvalis Tartakowsky, 1913

Паразита нашли в июле на севере Таджикистана у 1 из 134 обследованных слепушонок (*Ellobius talpinus*). Зараженность эритроцитов была очень слабая: 1 пораженный эритроцит в 100 полях зрения микроскопа.

Anaplasma marginale Theiler, 1910

Анаплазмы как возбудители своеобразного тяжелого заболевания некоторых позвоночных животных привлекают пристальное внимание многих исследователей.

Природа анаплазм не может считаться окончательно разгаданной, однако исследованная с применением электронной микроскопии говорят о том, что этот паразит должен занимать положение между истинными риккетсиями и вирусами. А. А. Марков с соавторами (1963) на основании глубокого анализа литературы считают наиболее приемлемым на данном этапе изученности вопроса выделение анаплазм в порядок риккетсиоподобных организмов.

Нами анаплазмы были найдены у одного добытого в июне на юге Таджикистана тугайного оленя (*C. elaphus bactrianus*). В 100 полях зрения микроскопа обнаружено 83 эритроцита, пораженных анаплазмами. В одном эритроците встречалось от 1 до 2-х паразитов. Расположение анаплазм в эритроцитах чаще периферическое. Размеры паразитов варьировали от 0.2 до 0.7 мкм. По Романовскому паразит красится в фиолетовый цвет. Форма паразитов овальная, реже неправильно овальная.

К настоящему времени накоплено достаточно много данных об анаплазмах, паразитирующих в представителях сем. Cervidae.

В СССР анаплазм впервые у северных оленей видел В. М. Ежков (1946). Анаплазмоз протекал у взрослых оленей в тяжелой форме, с летальным исходом. Христенсен с сотрудниками (Christensen et al., 1958) получили экспериментальное заражение оленей *A. marginale*, выделенной из крупного рогатого скота. и подробно изучили инвази-

онный процесс и выработку антител при заболевании. В 1959 году Осеболду с соавторами (Osebold et al.) удалось выделить из диких оленей *A. marginale* путем заражения телят и затем от этих телят произвести заражение оленей. Исследования Ристик и Вотрач (Ristic, Watrach, 1961) по электронной микроскопии *A. marginale*, паразитирующей у оленей, показали, что в крови оленей анаплазмы так же, как и у крупного рогатого скота, состоят из 1—8 инициальных телец, которые могут репродуцироваться двойным делением.

На основании этих работ можно считать, что анаплазмы крупного рогатого скота и оленей идентичны. В связи с этим находка анаплазм у тугайного оленя представляет особый интерес. Тугайный олень, по-видимому, может рассматриваться как возможный резервент анаплазм крупного рогатого скота в природе.

Обсуждение

Первые работы по кровепаразитам диких позвоночных животных Таджикистана выполнены Г Я. Змеевым (1935, 1936). На юге Таджикистана им было обследовано 525 экземпляров диких животных из трех классов — Mammalia, Aves, Reptilia. Обнаружены кровепаразиты из родов *Trypanosoma*, *Leptomonas*, *Hepatozoon*, *Haemogregarina*, *Haemoproteus*, *Plasmodum*. В 1938 году А. М. Щуренкова описала из птиц (*Gypaetus barbatus*) новый род *Sogdianella* и поместила его в отряд *Piroplasmida*. Е. А. Муратов, М. Субхонов, М. Мирзобаходуров (1971), М. Субхонов (1972а, 1972б; 1973) обследовали на кровепаразитов 610 экземпляров птиц, относящихся к 114 видам. Ими были обнаружены кровепаразиты, относящиеся к родам *Haemoproteus*, *Leucocytozoon*, *Plasmodium* и *Microfilaria*.

Проведенные М. Субхоновым и др. работы в известной мере показали, что фауна кровепаразитов у диких птиц в Таджикистане весьма разнообразна. М. Субхонову на своем материале удалось выявить влияние времени года, возраста и некоторых других экологических факторов на экстенсивность заражения птиц одноклеточными кровепаразитами.

Собранный нами материал по паразитическим Protozoa диких позвоночных Таджикистана также позволяет сделать некоторые обобщающие выводы и подметить ряд закономерностей в распространении кровепаразитов.

Паразиты обнаружены у 451 (15.22%) экземпляра позвоночных, это свидетельствует о довольно широком распространении кровепаразитов в Таджикистане.

Из обнаруженных у диких позвоночных кровепаразитов 4 вида оказались новыми для науки.

Наиболее широко у млекопитающих распространены простейшие, относящиеся к отряду Piroplasmida (4 вида) и Coccidiida (3 вида), реже встречаются представители Kinetoplastida (2 вида), Diplomonadida (1 вид) и Adeleida (1 вид).

У птиц обнаружены представители только из отряда Haemosporidia (13 видов), а у рептилий — только из отряда Adeleidae (9 видов). Качественный анализ фауны простейших крови у позвоночных животных в Таджикистане иллюстрирует определенную, известную в паразитологии закономерность — чем богаче в количественном и качественном отношении группа хозяев, тем богаче у нее фауна паразитов, иными словами, паразитические организмы процветают вместе со своими хозяевами.

Установлены некоторые закономерности распространения паразитических простейших крови в зависимости от экологии хозяев. Млекопи-

тающие, обитающие в субальпийской и альпийской зонах совершенно свободны от простейших крови, трансмиссия которых осуществляется кровососущими членистоногими. Это объясняется отсутствием в этих зонах иксодовых клещей — основных переносчиков кровепаразитов млекопитающих в Таджикистане. Млекопитающие же, обитающие в пустыне, полупустыне и в тугайной зоне поймы рек, где иксодовые клещи широко распространены, напротив, довольно сильно заражены кровепаразитами.

Распределение кровепаразитов у птиц носит сезонный характер и не зависит существенно от места обитания хозяина по вертикальной зональности, а определяется сезонной активностью кровососущих членистоногих — переносчиков представителей отряда Haemosporidia.

У перелетных птиц, зимующих в Таджикистане, кровепаразиты либо не обнаружены, либо встречаются очень редко. Наиболее сильно поражены простейшими крови гнездящиеся в Таджикистане птицы.

Широко среди обследованных птиц распространены кровепаразиты из рода *Haemoproteus* — 10.2%, значительно реже встречаются пернатые, зараженные *Leucocytozoon* — 0.26%.

Материал по кровепаразитам пресмыкающихся недостаточен для обобщений, можно отметить лишь, что сильнее гемогрегаринами поражены змеи из семейств Elapidae и Viperidae и ящерицы из семейства Varanidae.

Проведенные исследования позволяют сделать ряд выводов, имеющих практическое значение. Выявлена вся триада — позвоночный хозяин (*Meriones erythrourus*), возбудитель пироплазмидоза (*Nicollia tadzhikistanica*) и клещ-переносчик (*Hyalomma anatolicum*). На основании этих материалов краснохвостая песчанка может быть рекомендована как модель для изучения иммуногенеза, патогенеза, расшифровки жизненного цикла николлий, выяснения влияния химических и физических факторов на николлий и ряда других вопросов, разработка которых в настоящее время крайне необходима для успешной научно-обоснованной организации борьбы с пироплазмидозами домашних животных.

Перекрестное заражение крупного рогатого скота тейлериями оленя и оленей тейлериями крупного рогатого скота показало, что эти паразиты различны и не могут развиваться в гетерогенном хозяине. Тейлерии, паразитирующие у оленей, — самостоятельный вид, отличный от *T annulata*, следовательно, тугайный олень не может быть резервентом тейлерий крупного рогатого скота в природе.

Обнаружение же анаплазм у тугайных оленей, напротив, заставляет обратить внимание на оленей как на возможный источник анаплазмоза крупного рогатого скота в природе. Идентичность анаплазм оленей и крупного рогатого скота доказана многими исследователями (Christensen et al., 1958; Osebold et al., 1959; Ristic, Watrach, 1961), следовательно, тугайный олень в Таджикистане должен рассматриваться как резервент *Anaplasma marginale*.

Несомненно также, что краснохвостая песчанка участвует в циркуляции токсоплазм и является резервентом этой опасной для человека и животных инвазии в природе.

ЛИТЕРАТУРА

(Данилевский Б.). Danilewsky B. Observations sur une Monade (Hexamitus) parasite du Sang. — La parasitologie comparée du sang. II Recherches sur les Hematozoaires des Tortues. Kharkoff, 1899, p. 82.

Дылько Н. И. Паразиты крови грызунов. — В кн.: Фауна и экология паразитов грызунов. Минск, «Наука и техника», 1963, с. 3—51.

Ежков В. М. Анаплазмоз северных оленей. — Ветеринария, 1946, № 2—3, с. 27—28.

Засухин Д. Н., Демина Н. А., Левитанская П. Б., Васина С. Г Крове-

паразиты птиц и проблемы малярии. — Бюлл. Моск. общ-ва испыт. прир., отд. биол., 1949, т. 54, № 2, с. 35—40.
Змеев Г Я. Гемопаразиты диких позвоночных Таджикистана. — Тр. Таджикской базы АН СССР, 1935, т. 5, с. 75—93.
Змеев Г Я. К фауне гемопаразитов диких позвоночных некоторых южных районов Таджикистана. — В кн.: Малярия и вопросы паразитологии Южного Таджикистана. М.—Л., изд. АН СССР, 1936, т. 6, с. 249—266.
Крылов М. В. Theileria lotozkyi sp. n. из крови тугайного оленя (Cervus elaphus bactrianus Lyd.). — Докл. АН Тадж. ССР, 1962, т. 5, № 5, с. 46—48.
Крылов М. В. Краснохвостая песчанка (Meriones erythtrourus) как экспериментальная модель для изучения пироплазмидозов. — Материалы научн. конф. по пробл. протозоол. (посвящ. 50-летию экспедиции В. Л. Якимова в Среднюю Азию), Самарканд—Тайляк, 1963, с. 61—62.
Крылов М. В. Модельное животное для изучения пироплазмоза. — Ветеринария, 1965, № 3, с. 52.
Крылов М. В., Саид-Алиев С. А. Кровепаразиты сем. Haemogregarinidae из комодского варана (Varanus comodoensis). — Изв. отд. биол. наук АН Тадж. ССР, 1964, т. 16, вып. 2, с. 96—97.
Крылов М. В., Тряпицина Н. П. Простейшие — паразиты крови птиц Таджикистана. — В сб. тр. Всесоюзн. научн.-иссл. ин-та по болезням птиц, 1965, вып. 1 (12), с. 213—221.
Марков А. А., Дьяконов Л. П., Гробов О. Ф. Современное состояние вопроса о морфологии анаплазм и их положении в системе. — Тр. Всесоюзн. ин-та эксперим. ветер., 1963, т. 38, с. 51—59.
Муратов Е. А., Субхонов М., Мирзобаходуров М. Кровепаразиты диких птиц Таджикистана. — Изв. Отд. биол. наук АН Тадж. ССР, 1971, т. 43, вып. 2, с. 82—85.
Субхонов М. Малярийные паразиты птиц Таджикистана. — Тр. Ин-та зоол. и паразитол. АН Тадж. ССР, 1972а, с. 279—286.
Субхонов М. Зараженность птиц Таджикистана кровепаразитами в зависимости от времени года. — Тр. Ин-та зоол. и паразитол. АН Тадж. ССР. 1972б, с. 287—293.
Субхонов М. Leucocytozoon птиц Таджикистана. — Докл. АН Тадж. ССР, т. XVI, № 6, с. 65—66.
Тартаковский М. Г Объяснение к экспонентам лаборатории на Всероссийской гигиенической выставке в С.-Петербурге. — Тр. Сельскохоз. бактер. лабор., 1913, т. 4, № 29, с. 106.
Шевкунова Е. А., Глушко И. В. О восприимчивости к токсоплазмозу в экспериментах песчанок и водяных полевок. — Зоол. журн., 1963, т. 42, № 6, с. 956—959.
Щуренкова А. И. Sogdianella moshkovskii gen. nov. sp. nov. — представитель подотряда Piroplasmidea у хищной птицы — Gypaetus barbatus. — Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 1938, т. 7, вып. 6, с. 932—937.
Якимов В. Л. — В кн.: Болезни домашних животных, вызываемые простейшими (Protozoa). — М.—Л., Сельхозгиз, 1931, с. 267—269.
Andrews J. A., Reynilds A. Hexamita in the blood of a mouse. — J. Parasitol., 1941, v. 21, Suppl., p. 26.
Cardamatis I. P. Le paludisme des oiseaux en Grèce. — Etude biologique et histologique de Danilewsky. Obl. Bakt., 1909, Bd. 52, H. 3, S. 351—367.
Celli A., San Felice F Sui parassiti del gloullo rosso nell'uomo e negli animali. — Annali Fortsch. Med., 1891, № 9, Ig. sper., I, p. 33—65.
Christensen J. F., Osebold J. W., Rosen M. N. Infection and antibody response in deer experimentally infected with Anaplasma marginale from bovine carriers. — J. Amer. Veterin. Med. Assoc., 1958, v. 132, № 7, p. 289—292.
Christophers S. R. Haemogregarina gerbilli. — Sci. Mem. India, 1905, v. 18, p. 15.
Coatney G. R., Roudabush R. L. Some blood parasites from Nebrasca birds. — Amer. Middl. Nat., 1937, v. 18, № 6, p. 1005—1030.
Fallis A. M., Bennet G. F. Sporogony of Leucocytozoon and Haemoproteus in simuliids and ceratopogonids and a revised classification of the Haemosporidiida. — Canad. J. Zool., 1961, v. 39, № 3, p. 215—228.
Galli-Valerio B. Untersuchungen über die Haemosporidien der Alpenvögel. — Obl. Bakt. Parasitol. Infekt., 1902, Bd. 31, № 4, p. 162—165.
Hamerton A. E. Report on the deaths occuring in the Society's Gardens during the year 1929. — London Proc. Zool. Soc., 1929, p. 49—59.
Herman C. M. Haemoproteus sp. from the common black duck, Anas rubriceps tristis. — J. Parasitol., 1938, v. 24, p. 53—56.
(Hoare C. A.) Гоар С. А. Эволюция и филогения жгутиконосцев крови (Haemoflagellata). — Зоол. журн., 1960, т. 29, № 7, с. 961—977.
Laveran A. Sur une hemogregarine de Varanus niloticus. — C. R. Soc. Biol., 1905, p. 175.
Neumann M. Experimental infection of gerbil (Meriones tristrami shawi) with Besnoitia. — Ref. vet., VVet. med., 1962, v. 19, № 3, p. 126—128.
Osebold J. W. Christensen J, F., Longhust W. M., Rosen M. N. Latent

Anaplasma marginale infection in wild deer demonstrated by calf inoculation. — Cornell Veteriarian, 1959, v. 49, № 1, p. 97—115.
Ristic M., Watrach A. M. Studies in anaplasmosis. II. Electron microscopy of Anaplasma marginata in deer. — Am. J. Vet. Res., 1961, v. 22, № 86, p. 109—116.
Ross R. The crescent-sphere-flagella metamorphosis of the malaria parasite in the mosquito. — Trans. S. Ind. Branch Brit. Med. Assoc., 1895, v. 6, p. 334—350.
Ross R. Report on the cultivation of Piroplasma Labbé in grey mosquitoes. — Ind. Med. Gar. Calcutta, 1898, v. 33, p. 401—408, 448—450.
Sambon L. W. Remarks on the avian Haemoprotozoa of the genus Leucocytozoon, Danilewsky. — J. Trop. Med. Hyg., 1908, p. 325—330.
Schwentker V. The gerbil, a new laboratory animal. — Illinois Vet., 1963, v., p. 5—9.
Schwetz I. Sur quelques hematozoaires des oiseaux de Stanleyville. — Ann. de Parasitol., 1931, v. 9, № 4, p. 311—322.
Wasilewsky T., Wülker G. Die Haemoproteus-infection des Turmfalken. — Schiffs. Trop. Hyg., 1918, v. 22, S. 117—212.

УДК 576.893.192.6

Положение пироплазмид в системе. Крылов М. В. — В кн.: Систематика и экология споровиков и книроспоридий. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 87. Изд. Зоол. ин-та АН СССР, Л., 1979 с. 3—11.

Сходство ультратонкой организации Piroplasmida с Coccidiida, Adeleida и Haemosporidia, особенности расселения Piroplasmida по хозяевам и наличие в жизненных циклах пироплазмид стадий, иллюстрирующих переход к кровепаразитизму из стенки кишечника позвоночных хозяев, указывает на родство этих организмов и препятствует объединению Piroplasmida с Mastigophora, Rhizopoda и выделению их в отдельный класс. Piroplasmida — группа простейших, по-своему объему очень близкая к Haemosporidia, поэтому Piroplasmida нужно оставить так же, как и Haemosporidae, в классе Sporozoa в ранге отряда. Dermacystidium marinum — паразит устриц Crassostrea virginica рассматривается как переходная форма между Mastigophora и Sporozoa. Наиболее примитивными среди Coccidiomorpha следует считать Coccidiida и часть Adeleida, эволюционно продвинутыми — Haemosporidia и Piroplasmida. Библ. 80.

УДК 576.893.192.1:598.6:612.015

Биохимические механизмы паразито-хозяинных взаимоотношений при кокцидиозах птиц. Хованских А. Е. В кн.: Систематика и экология споровиков и книдоспоридий. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 87, Изд. Зоол. ин-та АН СССР. Л., 1979, с. 19—27

Установлено, что Eimeria tenella интенсивно ассимилируют из среды обитания аденин, гуанин, аденозин, гуанозин; меньше используют цитозин, урацил, цитидин, уридин и совершенно не усваивают тимин и тимидин. Особенно активно кокцидии ассимилируют из клетки хозяина оротовую кислоту. Кокцидии также интенсивно усваивают из среды обитания аминокислоты (лизин, метионин, фенилаланин, глицин) и микроэлементы (железо и цинк). В процессе паразитирования E. acervulina и E. maxima вызывают стимуляцию синтеза ДНК, РНК, белка в органах и тканях, а также IgM и IgG плазмы крови. Под влиянием E. tenella происходит угнетение скорости синтеза ДНК, РНК и белка в тимусе и фабрициевой сумке на четвертый и шестой дни после заражения цыплят (в острый период кокцидийной инвазии). Кокцидиозы сопровождаются понижением активности лизоцима и содержания пропердина плазмы крови. Степень нарушениий и сдвигов биохимических показателей в организме хозяина зависит от вида кокцидий, применяемых для заражения, и эндогенных стадий развития паразита. Табл. 1, библ. 61.

УДК 576.893.19

Эволюция миксоспоридий. Донец З. С. — В кн.: Систематика и экология споровиков и книдоспоридий. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 87. Изд. Зоол. ин-та АН СССР. Л., 1979, с. 28—41.

На основании собственных и литературных данных по функциональной морфологии и экологии миксоспоридий, а также данных исторической геологии, систематики, палеонтологии и экологии рыб делается попытка представить эволюцию и филогению миксоспоридий на фоне истории морских и пресноводных водоемов и эволюции костистых рыб. Появление миксоспоридий на морских окунеобразных относится к сеноманскому ярусу верхнего мела. Предполагается широкая радиация таксонов всех рангов и глубокая адаптация их к различным условиям существования в течение всего палеогена. Господствующими были два подотряда: Bipolaria и рано обособившийся от него Eurysporea. К концу палеонгена на своих хозяевах — окунеобразных — представители этих таксонов входят в пресные воды. Однако в новых условиях наибольшего расцвета достигает подотряд Platysporea, возникший от Bipolaria, по-видимому, в олигоцене. Будучи приурочен к карповым, он дает широкую радиацию родов и видов в неогене, переходя одновременно на другие отряды и семейства рыб. Табл. 2, илл. 1, библ. 50.

УДК 576.893.19:59

Миксоспоридии рода Kudoa (Myxosporidia, Multivlvulea) бассейна Атлантического океана. Ковалева А. А., Шульман С. С., Яковлев В. Н. — В кн.: Систеспоровиков и книдоспоридий. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 87 Изд. Зоол. ин-та АН СССР. Л., 1979, с. 42—64.

Дается описание 13 видов Kudoa, паразитирующих на рыбах Атлантического океана. Приводятся данные об их морфологии, круге хозяев, распространении, патогенности и влиянии их на промысел. Рассматриваются факторы, определяющие распределение рода Kudoa по хозяевам и распространение по акваториям. Указывается,

что основными факторами, способствующими высокой зараженности рыб Kudoa, являются придонный образ жизни и пребывание на шельфах, где имеется вертикальное поднятие вод. Указываются основные очаги заболеваний, вызываемых Kudoa (кудоозов). Намечаются пути снижения потерь от кудоозов. Табл. 4, илл. 16, библ. 23.

УДК 576.893.19:59

Зоогеографический анализ миксоспоридий южных водоемов СССР. Донец З. С. — В кн.: Систематика и экология споровиков и книдоспоридий. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 87, Изд. Зоол. ин-та АН СССР. Л., 1979, с. 65—90.

Зоогеографический анализ миксоспоридий, сочетающий традиционное районирование с применением учения о фаунистических комплексах, показал, что миксоспоридии в своем распределении по акваториям подчиняются в общем тем же закономерностям, что и рыбы и другие гидробионты. С другой стороны, специфика их эволюции и биологии приводит и к определенным отличиям: заметно более сильное обеднение под влиянием быстрого течения или минеральной стратификации, меньшая чувствительность к лонижению температуры и т. п. Это, в свою очередь, приводит к несколько иной оценке ранга некоторых регионов (Каспийское море, Аральский округ, Куринский участок Каспийского округа и др.). Паразитологические данные в ряде случаев не только подтверждают, но и уточняют выводы ихтиологов и зоогеографов. Табл. 8, библ. 80.

УДК 576.893:593.195

Новый род микроспоридии Diffingeria (= Weiseria) spinosa (Golberg, 1971) из комаров Culex pipiens (Diptera, Culicidae). Исси И. В. — В кн.: Систематика и экология споровиков и книдоспоридий. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 87, Изд. Зоол. ин-та АН СССР. Л., 1979, с. 91—97.

На основании особенностей жизненного цикла микроскопидии Weiseria spinosa, Golberg, 1971, из комара Culex pipiens pipiens, определение таксономического положения которой ранее было проведено только по морфологии спор, описан новый род. Diffingeria gen. n. имеет спорогонию, сходную со спорогонией рода Stempellia, но образует споры двух типов путем последовательного преобразования одного типа спор в другой. Споры первого типа — тонкостенные, грушевидной формы; споры второго типа — толстостенные, каплевидной формы, билатерально-симметричные, с шипиками или выступом в виде набладашника на заднем полюсе. Илл. 4, библ. 10.

УДК 576.893.1

Паразитические Protozoa крови диких позвоночных Таджикистана. Крылов М. В., Крылова Н. П. — В кн.: Систематика и экология споровиков и книдоспоридий. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 87, Изд. Зоол. ин-та АН СССР. Л., 1979, с. 98—113.

Обследовано 2963 экземпляра диких позвоночных животных из трех классов — Mammalia, Aves, Reptilia. Млекопитающих обследовано 1770 экземпляров, относящихся к 38 видам, птиц — 751 экземпляр, относящийся к 103 видам, рептилий — 442 экземпляра, относящихся к 26 видам. Обнаружены паразиты родов Trypanosoma, Hexamitus, Haemogregarina, Hepatozoon, Toxoplasma, Sarcocystis, Haemoproteus, Leucocytozoon, Theileria, Nicollia. Рассматривается возможность использования диких млекопитающих в качестве модельных животных для решения некоторых теоретических вопросов и разработки практических мероприятий в борьбе с пироплазмидозами. Библ. 41.

Taxonomic position of the Piroplasmida. Krylov M. V. — In: Taxonomy and ecology of the Sporozoa and Cnidosporidia. Proc. Zool. Inst., Acad. Sci. USSR, vol. 87. Publ. Zool. Inst., Acad. Sci. USSR, p. 3—11.

Similarity of the Piroplasmida with the Coccidiida, Adeleida, and Haemosporidia in their ultrathin structure, peculiar features of the Piroplasmida spreading on the hosts, stages in the life cycle of the Piroplasmida, which illustrate transition from habitating in the intestine wall of host vertebrates to blood parasitism, show relationship between these organisms and do not allow us to unite the Piroplasmida with the Mastigophora and Rhizopoda and segregate them as a class. The protozoan group of Piroplasmida is in its size very similar to the Haemosporidia. Therefore the Piroplosmida and Haemosporidia should be referred as before to the class Sporozoa, the rank of order. The Dermacystidium marinum, a parasite of the oyster Crassostrea virginica, is treated as a transitional form between the Mastigophora and Sporozoa. The Coccidiidae and a part of the Adeleida should be regarded as the most primitive among the Coccidiomorpha, whereas the Haemosporidia and Piroplasmida as evolutionary advanced. Bibl. 80 titles.

Biochemical mechanisms of host-parasite relations during the bird coccidiosis. Khovanskikh A. A. — In: Taxonomy and ecology of the Sporozoa and Cnidosporidia. Proc. Zool. Inst., Acad. Sci. USSR, vol. 87. Publ. Zool. Inst., Acad. Sci. USSR, p. 12—27

It has been established that the Eimeria tinella intensively assimilates from its habitat adenine, guanine, adenosine, guanosine, assimilates to a lesser degree cytosine, uracil, cytidine, uridine, and does not assimilate absolutely thymine and thymidine. Orotic acid is particularly actively assimilated by Coccidiida from host cell. Coccidiida also intensively assimilate from their habitat aminoacids: lysine, methionine, phenyl alanine, glycine as well as microelements: ferrum and zinc. In the process of parasitizing E. acervulina and E. maxima induce stimulation of DNA, RNA, and protein synthesis in organs and tissues and of IgM and IgG synthesis in blood plasma. Under the ifluence of E. tenela DNA, RNA, and protein synthesis rate is depressed in thymus and bursus of Fabricius on the fourth and sixth days of chicken infestation (in the acute period of Coccidiida invasion). Coccidioses are followed by lowering of lysozyme activity and of properdine content in blood plasma. The degree of disturbances and shifts of biochemical indeces in host organism depends on species of the Coccidiida used for infestation and on endogenic stages of parasite development 1 tab., bibl. 61 titles.

The evolution of the Myxosporidia. Donetz Z. S. — In: Taxonomy and ecology of the Sporozoa and Cnidosporidia. Proc. Zool. Inst., Acad. Sci. USSR, vol. 87. Publ. Zool. Insti. Acad. Sci. USSR, p. 28—41.

The present work is based on the author's investigation of the functional morphology of the Myxosporidia and their ecology as well as on literature data as to the historical geology, taxonomy, paleontology, and ecology of fishes — mixosporidian hosts. An attempt was undertaken on this basis to get an idea of the evolution and phylogeny of the Myxosporidia in connection with the geological history of sea and fresh water aquatorias and the evolution of the Theleostei.

It appears that the first emergence of the Myxosporidia in marine Perciformes fishes belongs to the Senoman of the upper Cretaceous. It is supposed that a wide radiation of the taxa of all ranks and their deep adaptation to life conditions took place in the Paleogene. Twoorders: the Bipolaria and Eurysporea were then predominant in sea waters. By the end of the Paleogene representatives of these orders entered fresh water basins with their Perciformes hosts. In new conditions the order Platysporea reached its highmost thrive. It had apparently originated from the order of Bipolaria during the Oligocene. Being connected with the Cypriniformes it had given a wide radiation of genera and species during the Neogene and passed simultaneously to other orders and families of fishes. 2 tab., 1 ill., bibl. 50 titles.

Myxosporidia of the genus Kudoa (Myxosporidia, Multivalvulea) from the Atlantic Ocean. A. A. Kovaleva, S. S. Schulman, W. N. Jakowlev — In: Taxonomy and ecology of the Sporozoa and Cnidosporidia. Proc. Zool. Inst., Acad. Sci. USSR, vol. 87. Publ. Zool. Inst. Acad. Sci. USSR, p. 42—64.

13 Kudoa species parasitizing on fishes of the Atlantic Ocean are described. Data on their morphology, range of hosts, distribution, pathogenicity, and their influence on fishery are adduced. The authors consider the factors determining spreading of the genus Kudoa on hosts and its distribution in aquatorias. It is indicated that the main factors promoting high infestation of fish with Kudoa are bottom way of life and presence in shelves where vertical rise of waters takes place. The main nidi of diseases caused by Kudoa (kudooses) are indicated. Ways for decreasing losses resulting from kudooses are outlined, 4 tab., 16 ill., bibl. 23 titles.

The zoogeography of the Myxosporidia from the south reservoirs of the USSR. Donetz Z. S. — In: Taxonomy and ecology of the Sporozoa and Cnidosporidia. Proc. Zool. Inst., Acad. Sci. USSR, vol. 87. Publ. Zool. Inst., Acad. Sci USSR, p. 65—90.

Zoogeographic analysis of the Mixosporidia which combined traditional division into zones with application of the study about faunistic complexes has shown that the Myxosporidia have in aquatorias the same distribution patterns as fishes and other hydrobionts. On the other hand specificity of their evolution and biology results in certain differences. considerably greater impoverishment under the influence of fast water flow or mineral stratification, lowered sensitivity to temperature reduction etc. This in its turn leads to a somewhat different estimation of the rank of several regions (Caspian Sea, Aral region, Kurin zone of the Caspian region, etc). Parasitological data in several cases in addition to confirming conclusions of ichthyologists make them more precise. 8 tab., bibl. 80 titles.

A iew genus of the Microsporidia Diffingeria (=Weiseria) spinosa (Golberg, 1971) from the Culex pipiens (Diptera, Culicidae) Issi I. V. — In: Taxonomy and ecology of the Sporozoa and Cnidosporidia. Proc. Zool. Inst., Acad. Sci. USSR, vol. 87. Publ. Zool. Inst., Acad. Sci. USSR, p. 91—97.

A new genus is described on the basis of peculiar features of life cycle of the Microsporidia Weiseria spinosa, Golberg 1971 from Culex pipiens pipiens, whose taxonomic position had been earlier determined only on the basis of spore morphology. The Diffingeria gen. n. has sporogonia similar to sporogonia of the genus Stempellia but it forms spores of two types by means of consecutive transformation of one spore type to another. Spores of the first type are thin-walled, pear-shaped; spores of the second type are thich-walled drop-shaped bilateral-symmetrical with spinelets or knob-shaped projection on the posterior pole.
4 ill., bibl. 10 titles.

Parasitic Protozoa from the blood of vertebrates in Tajikistan. Krylow M. V., N. P. Krylova — In: Taxonomy and ecology of the Sporozoa and Cnidosporidia. Proc. Zool. Inst., Acad. Sci. USSR. vol. 87. Publ. Zool. Inst., Sci. USSR, p. 98—113.

2963 specimens of wild vertebrates of three classes have been studied: Mammalia, Aves, Reptilia. Research has been performed of 1770 specimens of mammals belonging to 38 species, 751 specimens of birds belonging to 103 species, 442 specimens of reptiles belonging to 26 species. Parasites of genera Trypanosoma, Hexamitus, Haemogregarina, Hepatozoon, Toxoplasma, Sarcocystis, Haemoproteus, Leucocytozoon, Theileria, Nicollia have been found. The authors consider a possibility of using wild mammals as a model for solving several theoretical problems and outlining practical measures of pyroplasmidoses control. 41 title.

СОДЕРЖАНИЕ

М. В. Крылов. Положение пироплазмид в системе 3

А. Е. Хованских. Биохимические механизмы паразито-хозяинных взаимоотношений при кокцидиозах птиц 12

З. С. Донец. Эволюция миксоспоридий 28

А. А. Ковалева, С. С. Шульман, В. Н. Яковлев. Миксоспоридии рода Kudoa (Myxosporidia, Multivalvulea) бассейна Атлантического океана 42

З. С. Донец. Зоогеографический анализ миксоспоридий южных водоемов СССР 65

И. В. Иссн. Новый род микроспоридий Diffingeria (= Weiseria) spinosa (Golberg, 1971) из комаров Culex pipiens (Diptera, Culicidae) 91

М. В. Крылов, Н. П. Крылова. Паразитические Protozoa крови диких позвоночных Таджикистана 98

Рефераты 114

CONTENTS

M. V. Krylov. Taxonomic position of the Piroplasmida

A. E. Khovanskih. Biochemical mechanisms of the host-parasite relations during the bird coccidiosis 12

Z. S. Donetz. The evolution of the Myxosporidia 28

A. A. Kovaleva, S. S. Schulman, W. N. Jakowlev. Myxosporidia of the genus Kudoa (Myxosporidia, Multivalvulea) from the Atlantic Ocean 42

Z. S. Donetz. The zoogeography of the Myxosporidia from the south reservoirs of the USSR 65

I. V. Issi. A new genus of the Microsporidia Diffingeria (= Weiseria) spinosa (Golberg, 1971) from the Culex pipiens (Diptera, Culicidae) 91

M. V. Krylov, N. P. Krylova. Parasitic Protozoa from the blood of vertebrates in Tajikistan 98

Abstracts 116

СИСТЕМАТИКА И ЭКОЛОГИЯ СПОРОВИКОВ И КНИДОСПОРИДИЙ

Сборник научных работ

Утверждено к печати
Зоологическим институтом АН СССР

План 1979 г.

Редактор *Т. А. Асанович*

Сдано в набор 27. III. 79. Подписано к печати 14. XI. 79. М-27327.
Формат 70×108/16. Бумага № 1. Гарнитура литературная. Печать высокая.
Печ. л. 8. Усл.-печ. л. 10,50. Уч.-изд. л. 10.
Тираж 800 экз. Тип. зак. № 2183. Цена 80 коп.

Зоологический институт АН СССР, 199164, Ленинград, Университетская наб., 1.
Типография им. X. Хейдеманна, 202400, Тарту, ул. Юликооли, 17/19